

Studienausgabe

Hermann Weber


# Grundriß der Insektenkunde

5. Auflage völlig neu bearbeitet von  
Herbert Weidner

287 Abbildungen



Gustav Fischer Verlag  
Stuttgart · New York



Digitized by the Internet Archive  
in 2021 with funding from  
Kahle/Austin Foundation



Strat. d. Insekten  
WS 81/82

Grundriß der Insektenkunde

---

Studienausgabe Lister



# Grundriß der Insektenkunde

Studienausgabe

Von

HERMANN WEBER

5. Auflage völlig neu bearbeitet von  
Professor Dr. HERBERT WEIDNER  
Zoologisches Institut und Zoologisches Museum  
der Universität Hamburg

Mit 287 Abbildungen



GUSTAV FISCHER VERLAG  
STUTT GART · 1974



Anschrift des Bearbeiters dieser Auflage:

Professor Dr. Herbert Weidner  
2 Hamburg 76, Uhlandstraße 6/I

ISBN 3-437-20109-3

© Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · 1974

Alle Rechte vorbehalten

Satz und Druck: Buchdruckerei H. Laupp jr, Tübingen

Einband: Buchbinderei Heinr. Koch, Tübingen

Printed in Germany

## Vorwort

HERMANN WEBER (27.11.1899 bis 18.11.1956) hat 1938 seinen «Grundriß der Insektenkunde», wie er in dem Vorwort zur ersten Auflage schreibt, «zunächst den Bedürfnissen solcher Studenten angepaßt, die sich zwar nicht in eigener wissenschaftlicher Arbeit mit Insekten zu befassen, aber doch über diese wichtige Gruppe mehr zu erfahren wünschen, als die Lehrbücher der Zoologie und die zoologischen Vorlesungen bringen können». Er hatte damit ein Buch geschaffen, das für den Gebrauch der Studenten bestens geeignet war, wie auch aus der großen Beliebtheit zu schließen ist, deren es sich überall erfreut hat. In der zweiten und dritten Auflage hat WEBER diese Einführung in die wissenschaftliche Insektenkunde inhaltlich und der Form nach mit Rücksicht auf das Fehlen seines vergriffenen «Lehrbuches der Entomologie» wesentlich erweitert, nicht nur durch breitere Darstellung neuerer wissenschaftlicher Erkenntnisse, sondern auch durch Einfügung zahlreicher theoretischer Erörterungen. Dadurch wandte sich das Buch einem bedeutend größeren Benutzerkreis zu, insbesondere auch den Fachwissenschaftlern. Für die Studenten wurde es allerdings vielfach unübersichtlicher. Auch wurden manche Abschnitte von ihnen nicht mehr recht verstanden, vor allem, wenn es sich um Probleme handelt, die heute durch neue Erkenntnisse allgemein etwas abweichend dargestellt werden. Außerdem hat sich die Insektenkunde in den 15 Jahren, die seit WEBERS Tod vergangen sind, außerordentlich rasch weiterentwickelt, nicht nur die Physiologie, sondern auch die mikroskopische Anatomie, die durch die Einführung des Elektronenmikroskopes ganz neue Formen und damit ein neues Verständnis der physiologischen Vorgänge erschlossen hat. Ein nochmaliger unveränderter Abdruck der dritten Auflage ließ sich daher kaum mehr verantworten und mit Recht wünschte der Verlag eine Überarbeitung.

Als ich von Herrn VON BREITENBUCH gefragt wurde, ob ich eine solche Überarbeitung des Buches übernehmen möchte, sagte ich nach eingehender Korrespondenz mit dem leider viel zu früh verstorbenen, von mir hochverehrten Professor Dr. ALFRED KAESTNER, der gerade am Insekten teil seines «Lehrbuches der Speziellen Zoologie» arbeitete, nicht ganz leichten Herzens zu, weil ich mich verpflichtet fühlte, zu helfen, daß den Studenten endlich einmal die neuen Erkenntnisse auf allen Gebieten der Insektenkunde in knapper Form als Lernstoff und zum Verständnis der laufenden Diskussionen dargeboten werden kann. Einem Vorschlag von Herrn VON BREITENBUCH folgend, soll als Anhang eine programmierte Studienhilfe dem Studenten die Benutzung des Buches erleichtern und zwischen Lernstoff und Diskussionsstoff unterscheiden lehren. Dabei sollte das Buch seinen bisherigen Umfang nicht wesentlich überschreiten.

Die Auswahl des Darzustellenden gestaltete sich bald sehr problemreich. Zunächst sollten unter Beibehaltung der WEBERSchen Anordnung die Grundtatsachen von Bau und Funktion des Insektenkörpers gebracht werden, erweitert durch Beispiele für den durch die Elektronenmikroskopie aufgedeckten Feinbau der Organe und durch Ergebnisse der modernen Insektenphysiologie. Dabei war es nicht möglich, näher auf die Genetik einzugehen, die ja zum großen Teil auf Erkenntnissen beruht, die experimentell an Insekten gewonnen wurden. Bei der Bedeutung, die die Genetik in der Biologie hat, lernt sie der Student in besonderen Vorlesungen und Lehrbüchern kennen. Auch WEBER hat auf eine ausführlichere Darstellung der



Genetik verzichtet. Aus didaktischen Gründen wurde dem morphologisch-physiologischen Teil eine Übersicht über den Bau eines Insekts vorangestellt; denn erst dann, wenn der Studierende eine Übersicht über den ganzen Körperbau gewonnen hat, kann er bei Besprechung der einzelnen Organe ihre Zusammenordnung und Zusammenarbeit richtig erkennen. Da es auch schwierig ist, die Entwicklungsgeschichte eines Organismus richtig zu verstehen, wenn man nicht das Ergebnis der Entwicklung vor Augen hat, wurde die Entwicklung vom Anfang des Abschnittes an den Schluß gesetzt. Es kommt dieses einem Bedürfnis der Studenten besser entgegen.

WEBER dachte vorwiegend typologisch, was vor allem auch in seinen theoretischen Betrachtungen zum Ausdruck kommt. Heute gilt diese Denkweise im allgemeinen als veraltet. Für eine kurze Darstellung der Vielfalt der Baupläne ist sie aber sehr gut geeignet. Ich bin daher der Ansicht, daß sie das Lernen und das Verständnis der Anatomie den Studenten erleichtert und daher auch für eine solche kurze Darstellung, wie sie hier gegeben wird, trotz mancher Bedenken angewendet werden darf. Ursprünglich wollte ich auch die theoretischen Erörterungen WEBERS, die den Erkenntnissen des besten Insektenanatomien entsprangen, unverändert stehen lassen. Nachdem aber Herr Professor Dr. Dr. h. c. W. HENNIG freundlicherweise die beiden ersten Teile meines Modernisierungsversuches auf Veranlassung des Verlags durchgesehen hatte, erkannte ich aus seiner Kritik besonders dieser theoretischen Erörterungen WEBERS, daß meine Absicht von den meisten Benutzern mißverstanden werden könnte, und ich entschloß mich daher, diese Abschnitte auszuscheiden, noch dazu, da eine Umarbeitung nicht nur die WEBERSche Meinung vollständig verfälscht, sondern auch sein ganzes Buchkonzept umgeworfen hätte. Außerdem hätte eine Neudarstellung dieser Partien unbedingt zu einer Auseinandersetzung mit verschiedenen modernen, vieles in Frage stellenden Theorien führen müssen, was den Rahmen eines Grundrisses vollständig gesprengt hätte.

Besondere Schwierigkeiten machte in dieser Beziehung das System, das einerseits dem Studierenden eine feste Gedächtnisstütze zur Ordnung der mannigfaltigen Erscheinungen im Insektenreich geben sollte, andererseits aber durch das Bestreben, in ihm die wahren verwandtschaftlichen Verhältnisse darzustellen, ständigen Änderungen unterworfen ist. Ich versuchte daher unter Zugrundlage des konventionellen Systems, wie es mehr oder weniger unverändert in den meisten Lehrbüchern verwendet wird, durch Zwischenüberschriften seine Zusammenhänge mit moderneren Systemversuchen, wie dem der «phylogenetischen Systematik», aufzuzeigen und so dem Studenten zu ermöglichen, den Diskussionen darüber folgen zu können. Es kann natürlich niemals die Aufgabe für eine kurze Einführung sein, durchgreifende Neuerungen einzuführen und diese zu begründen. Alle Familien, zu denen die im Buch genannten Insekten gehören, werden im System aufgeführt. Die Zuordnung der Gattungen und Arten zu den Familien ist aus dem Register der wissenschaftlichen Namen zu erfahren. Im Sachregister werden gelegentlich auch kurze Erklärungen von Fachausdrücken gegeben, wenn diese nicht schon im Buch erklärt werden konnten. Es werden so die Register ein unentbehrliches Hilfsmittel für das Studium. Ich habe mich bemüht, alles soweit zu erklären, daß auch Studenten mit einem unvollständigen Studium der Naturwissenschaften, wie sie bei den heute möglichen Fächerkombinationen für das Lehramt zahlreicher sind als früher, der Darstellung folgen können. Ich hoffe, daß damit das Buch auch für Liebhaberentomologen geeignet ist, bei denen kein volles Fachstudium vorausgesetzt werden kann.



Neben der Vermittlung entomologischer Grundkenntnisse will das Buch auch zu eigenen Beobachtungen in der Natur Lust machen und Anregungen geben. Dafür ist der dritte Teil besonders geeignet. Daher wurden darin die Lebensspuren der Insekten (Gallen, Minen, Eiablagen) etwas ausführlicher behandelt, weil diese überall leicht zu finden und ein interessantes Beobachtungsmaterial für Arbeitsgemeinschaften in der Schule sind. Die Kenntnisse der Ökologie der Insekten und ihrer Beziehungen zum Menschen sind für das Verständnis mancher Bestrebungen in dem heute soviel diskutierten Umweltschutzproblem nötig. Die Fragen und Antworten in der Studienhilfe sollen ebenso wie die zahlreichen Seitenhinweise im Text immer wieder Querverbindungen zwischen den drei Teilen des Buches herstellen. Ich hoffe, daß dem Studierenden dadurch ein möglichst abgerundetes Bild der Entomologie geboten wird. Dieses mag den Mangel aufheben, daß das Buch nicht überall den neuesten Stand unseres Wissens darstellen kann. Mancher Spezialist wird es schon wieder veraltet halten oder vermissen, daß die verschiedenen möglichen Meinungen diskutiert werden. Es ist zu bedenken, daß die Entomologie eine sehr stürmische Entwicklung durchmacht und daß daher kein Mensch in der Lage ist, die gleichzeitig erscheinenden Veröffentlichungen im Referat zu lesen, geschweige denn durchzustudieren. So manche neue Erkenntnis, die ich beim ersten Durcharbeiten des Grundrisses eingefügt habe, mußte ich später schon wieder streichen, weil sie unterdessen widerlegt war. So manche mit großer Überzeugungskraft vorgetragene Theorie stützt sich auf eine nur recht fragwürdige Beobachtung eines einzigen Forschers. Es ist daher für einen Grundriß vielleicht gar nicht so sehr schlimm, wenn er nicht ganz modern ist, sondern zunächst nur das bringt, was einigermaßen gesichert erscheint und nachprüfbar ist. Wer sich mit Einzelproblemen beschäftigen will, muß die Referierorgane und Originalarbeiten zu Rate ziehen. Dabei will die zitierte Literatur eine erste, allerdings nur bescheidene Hilfe geben.

Für Verbesserungen und Anregungen ist der Verfasser allen Benutzern jederzeit dankbar. Vor allem wäre es ihm auch lieb, wenn recht viele Studenten, für die das Buch ja in erster Linie gedacht ist, Bemerkungen dazu und ihre besonderen Wünsche mitteilen würden. Die Fülle der Insektenarten, ihre oft bizarren Formen, ihre herrlichen Farben und Muster, ihre interessante Lebensweise, der Feinbau ihrer Organe, das alles ist kein trockener Lehrstoff, sondern reizt unsere Neugierde immer wieder, gibt aber auch hohen ästhetischen Genuß und schafft dadurch große Freude. So möchte sich denn auch dieser Grundriß als ein Gehilfe zu dieser Freude erweisen, die den Menschen aus unserer gehetzten Leistungsgesellschaft herausreißt und zur Selbstbesinnung bringt bei der Bewunderung der Allmacht und Weisheit des Schöpfers im unendlich Kleinen, das ebenso wunderbar ist wie das Weltall, das unendlich Große.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen den Damen und Herren sehr herzlich zu danken, die mir bei der Neubearbeitung des WEBERSchen «Grundrisses der Insektenkunde» in mancherlei Weise geholfen haben, so an erster Stelle den Herren Professoren Dr. A. KAESTNER † (München) und Dr. h. c. Dr. W. HENNIG (Ludwigsburg) für klärende Diskussionen, letzterem vor allem auch für die Durchsicht eines großen Teils des Manuskriptes und für viele wertvolle Hinweise, dann den Herren Professoren Dr. J. FRANZ (Darmstadt), Dr. K. VON HAFNER, Dr. P. KAISER, Drs. h. c. Dr. C. KOSSWIG (Hamburg) und Dr. J. ILLIES (Schlitz) sowie den Herren Dr. h. c. W. WAGNER (Hamburg) und Dr. H. P. WILLE (Liebfeld-Bern) für Einzelansichten und verschiedene Hinweise, außerdem Frau Professorin Dr. H. STRÜBING (Berlin) und Herrn Dr. M. B. PONSEN (Wageningen) für die Überlassung von Ori-

ginalen als Vorlagen für Abbildungen und meinem Präparator Herrn H. HINNERS für photographische Aufnahmen und Reproduktionen aus anderen Arbeiten übernommener Abbildungen. Nicht vergessen möchte ich auch, den Hörern meiner Vorlesungen und Teilnehmern meiner Praktika zu danken, die mich auf manche Schwierigkeiten beim Gebrauch des Grundrisses hingewiesen haben. Mein besonderer Dank gilt schließlich den Herren des GUSTAV FISCHER Verlages, besonders Herrn B. VON BREITENBUCH jr. und Herrn REISER, dem Sachbearbeiter seiner Herstellungsabteilung, für die vorzügliche Betreuung beim Druck und die gute Ausstattung des Buches. Auch meiner lieben Frau darf ich sehr herzlich für ihre unermüdliche Hilfe bei der Registerherstellung danken.

Hamburg, Neujahr 1973

Der Verfasser

# Verzeichnis der in den Figuren 170 - 237 gebrauchten Abkürzungen

Abd Gl	= abdominale Gliedmaße
A Cl	= Anteclypeus
ab	= Abduktor der Mandibel
add mand, ad	= Adduktor der Mandibel
A Dr	= Anhangdrüse
Aed	= Aedeagus
AH	= Atemhöhle
AK	= Analkegel
Al	= Alula
Amp	= Ampulle
An	= Analdern
An Dr	= Analdrüse
Ant	= Antenne
Ao	= Aorta
Ar	= Arolium
Arc	= Arculus
Ari	= Arista
Au	= Auge (Komplexauge)
Bas	= Basalstück von Gl. u. Par.
Bl	= Coxalbläschen
BN	= Beinnerv
Bu	= Bursa copulatrix
Bu v	= ventrale Bursa
C	= Costa
Ca	= Cardo
C. card.	= Corpus cardiacum
Cer	= Cerebralganglion
Cerc	= Cercus
Cerv	= Cervicale
Ch F	= Chitinfaden
Cib + MH	= Cibarium und Mundhöhle
Cib P	= Cibarialpumpe
Cl	= Clypeus
Coxopod	= Coxopodit
Cten	= Ctenidien
Cu	= Cubitus
Cx	= Coxa
D	= Daumenfortsatz
D Amp	= Dorsalampulle
D.ej	= Ductus ejaculatorius
dIm <sub>1</sub>	= medialer dorsaler Längsmuskel
dIm <sub>2</sub>	= lateraler dorsaler Längsmuskel

Dobt	= Ductus obturatorius
dors Dia	= dorsales Diaphragma
Dr	= Dreieck (Fig. 178)
Dr	= Drüse (Fig. 190 a)
Dr L	= Drüsenzellen
d Sti	= Dorsalstilette
dvm	= Dorsoventralmuskel, in Fig. 200 Schallplattenmuskel
EG	= Eiergang
Emp	= Empodium
Ep	= Epiproct
Epi	= Epipharynx
Epm	= Epimerum
Eps	= Episternum
Eupl	= Euplantulae
Ext ti	= Extensor tibiae
Fe	= Femur
FlH	= Flankenhaut
Fl Lc	= Flexor Laciniae
FlM	= Flügelmuskel des Herzens
fl.styl	= Flexor styli
Fl Pt	= Flexor praetarsi
Fl S	= Flügelschüppchen
Fl Ti, Fl. ti	= Flexor tibiae
Foll	= Follikel
Fr	= Frons, Stirn
Fr Gg	= Frontalganglion
Fr S	= Frontalsack
G	= Galea
GvIII	= Gonapophyse des 8. Segments
Gen	= Gena
Gg	= Ganglienpaar
Gg abd	= abdominale Ganglienmasse
Gil Dr	= Gilsonsche Drüse
GK	= Genitalkammer
Gl	= Glossa
Gl <sub>IX</sub>	= laterale Gonapophyse des 9. Segments
Gm <sub>IX</sub>	= mediale Gonapophyse des 9. Segments
Gm a, GMa	= abdominale Ganglienmasse



Gm th, GMth	= thorakale Ganglienmasse
GÖ	= Geschlechtsöffnung
Gonapoph	= Gonapophysen
Gonop	= Gonopode
Gr	= Sternalgrat
h	= Humeralquerader
Ha	= Haken (Pygopodien, Fig. 224)
Halt	= Haltere
Harp	= Harpago
H Fl	= Hinterflügel
H H	= Hafthaar
Ho	= Hoden
HR	= Hinterrand
H Stg	= Hinterstigma
Hyp	= Hypopharynx
Kn	= Knickstelle
Komm	= Kommissur
Kop, Kop O	= Kopulationsorgan
Kop A	
Kr	= Krallen
Lb	= Labium
Lb Dr	= Labialdrüse
Lb N	= Labialniere
Lc	= Lacinia
LHd	= dorsaler Teil der Leibeshöhle
L.mand	= Lamina mandibularis (Gena)
L.max	= Lamina maxillaris (Stipes)
LS	= Luftsack (Fig. 200)
LSt	= Längsstamm
m	= Medialquerader
M	= Media
Mand	= Mandibel
Max	= Maxille
mcu	= Mediocubitalader
MD	= Mitteldarm
Md Dr	= Mandibulardrüse
m.dil	= Dilatatormuskel
m.dil.c.	= Dilator des Cibarium
Mer	= Meron
MG	= Malpighigefäße
MH	= Mundapparat mit Cibarium (Fig. 192c, 194)
MHk	= Mundhaken
Mkg	= Mundkegel
MP	= Mundpumpe
m.retr.	= Retraktormuskel

MS	= Magenscheibe, Mycetom
Mt	= Mentum
Mu	= Muskel
Mü	= Mündung der Labialdrüse
Mx Dr	= Maxillardrüse
Myc	= Mycetom
MZ	= Mittelzelle
N	= Clavusnaht (am Flügel in Fig. 197, 200)
N, NG	= Nahrungsgang
N <sub>1</sub>	= Pronotum
N <sub>3</sub>	= Metanotum
Na	= Stigmennarbe
NKr	= Nebenkralle
N Str	= Narbenstrang
NZ	= Nährzellengruppe
OB	= Ostium bursae
Oc	= Ocellus
Ös	= Ösophagus
OL	= Oberlippe, Labrum
Op	= Oporus
Ost	= Ostium
Ov	= Ovar
Ovid	= Ovidukt
ov Skl	= ovaies Sklerit
P	= Pterale
PA	= Postantennalorgan (Fig. 172)
Par	= Paraglossen
Par	= Paramere (Fig. 173)
Para	= Paramere
Para N	= Paranotum
Pat	= Patagium
PCL	= Postclypeus
PDr	= Penisdrüse
PDr	= Pygidialdrüse (Fig. 215)
Ped	= Pedicellus
Ph	= Pharynx
PhB, Phb	= Phallobasis
Ph Dr	= Pharynxdrüsen
Phr <sub>2</sub>	= Mesopostphragma
Pil	= Pilifer
Pl	= Pleurum
PlI	= Palpus labialis
Plm	= Palpus maxillaris
pm	= Pleuralmuskel
PmD	= Praemandibel
Pmt	= Postmentum
PN	= Postnotum
Pp	= Paraproct
Prmt, PrM	= Praementum

protr	= Protraktor
Prov	= Proventriculus
Ps	= Pseudocercus
Psc, Psct	= Praescutum
Pyg	= Pygidialvorrichtung (Fig. 145)
Pyg Pl	= Pygidialplatte
r	= Radialquerader
R	= Radius
R	= Rectum (Fig. 215, 235)
RA	= Rectalampulle
Rec	= Receptaculum
Rec Dr	= Receptaculardrüse
Rect	= Rectum
Res	= Reservoir von LbDr.
retr.Bl	= Retraktor des Coxal- bläschens
RG	= Rückengefäß
rm	= Radiomedialader
RM	= Ringmuskel
RPap	= Rectalpapillen
Rs	= Sector Radii
s	= Sectorquerader
S	= Sehne
SB	= Borste
Sc	= Subcosta
Sch Pl	= Schallplatte
Scl	= Scutellum
Scol Org	= Scoloporgan
Sct	= Scutum
SG	= Subgenitalplatte
Smt	= Submentum
SP	= Samenpumpe (Fig. 221)
Sp	= Speichelgang
Sp	= spaltförmiger Eingang in die Tympanalhöhle (Fig. 182)
Sp G	= Speichelgang
Sp P	= Speichelpumpe
St	= Sternum
St B	= Stechborstenbündel
St Dr	= Stacheldrüsen (Gift- drüsen)
Stem, Stemm	= Stemmata
Stg	= Stigma
Sti	= Stipes

Str	= Supratriangularraum (Fig. 178)
Stu	= Beinstummel
Sty, Styl	= Stylus
St Z	= Stemmzapfen
Sub	= Subösophagealganglion
Subg	= Subgenitalplatte
Sus	= Suspensorium (Fulturae)
Symb.Kr	= Symbiontenkrypten
T	= Tergum
Ta, Tars	= Tarsus
TF, TermFil.	= Terminalfaden
Tg	= Tegula
Ti	= Tibia
Tita	= Tibiotarsus
Tr	= Trachee (Fig. 225d)
Tr, Troch	= Trochanter
Tr Fe	= Trochanterofemur
Trich	= Trichobothriengruppe (Fig. 192a)
Tr K	= Tracheenkieme
Tr S	= Trochantersehne
TS	= Thorakalschüppchen
Tt	= Tentorium
Tth	= hinterer Tentoriumarm
Ttv	= vorderer Tentoriumarm
Tymp	= Tympanum
Tymp D	= Tympanaldeckel
V	= Viereck (Fig. 179)
Vag	= Vagina
Vd	= Vas deferens
vent. Dia	= ventrales Diaphragma
ventr.Gg	= Ventricularganglion
Ves	= Vesicula seminalis
Vest	= Vestibulum
Vf	= Valvifer
VFl	= Vorderflügel
VR	= Vorderrand
VStg	= Vorderstigma
v Sti	= Ventralstilet
VT	= Ventraltubus (Fig. 172)
WDr	= Wachsdrüsenplatte (Fig. 199)
WDr	= Wehrdrüse (Fig. 171)
ZRA	= Zwischenrandadern
ZSt	= Zungenstab

Vor Muskelbezeichnungen bedeuten I, II, III die Zugehörigkeit zu den drei Thoraxsegmenten, Ia, IIa... die Zugehörigkeit zu Abdominalsegmenten. 1, 2, 3, hinter Abkürzungen für andere Organe (z.B. Scl<sub>3</sub>) bedeutet Zugehörigkeit zu den Thoraxsegmenten, I, II, III zu den Abdominalsegmenten (z.B. T<sub>1</sub>). Stg<sub>1</sub> und <sub>2</sub> sind die beiden thorakalen (meso- und metathorakalen) Stigmenpaare.





**Inhalt**

Vorwort . . . . . V

Verzeichnis der in den Figuren 170–237 gebrauchten Abkürzungen . . . . . IX

Einleitung . . . . . 1

**1. Bau, Leistung und Entwicklung des Insektenkörpers**

1.1. Was ist ein Insekt? . . . . . 7

1.2. Die Körperdecke . . . . . 12

1.2.1. Feinbau der Körperdecke . . . . . 12

1.2.2. Anhangsgebilde der Körperdecke . . . . . 22

1.2.3. Die Körperdecke als Trägerin der Färbung . . . . . 26

1.2.3.1. Pigmentfarben . . . . . 26

1.2.3.2. Strukturfarben . . . . . 30

1.2.3.3. Färbung und Zeichnung . . . . . 32

1.3. Die Muskulatur . . . . . 39

1.3.1. Bau der Muskeln . . . . . 41

1.3.2. Der Ansatz der Muskeln an der Körperdecke . . . . . 46

1.4. Das Bindegewebe . . . . . 47

1.5. Das Skelettmuskelsystem . . . . . 48

1.5.1. Allgemeine Morphologie des Skelettmuskelsystems . . . . . 48

1.5.2. Der Kopf . . . . . 52

1.5.3. Der Thorax . . . . . 61

1.5.4. Das Abdomen . . . . . 75

1.5.5. Besondere Bildungen des Hautskeletts . . . . . 79

1.6. Die Hautdrüsen . . . . . 80

1.6.1. Drüsenelemente . . . . . 80

1.6.2. Drüsenorgane . . . . . 82

1.6.3. Aufgaben der Hautdrüsen . . . . . 84

1.6.4. Aufgaben der Kopfdrüsen . . . . . 91

1.7. Der Darm und die Malpighigefäße . . . . . 92

1.7.1. Der Vorderdarm . . . . . 92

1.7.2. Der Mitteldarm . . . . . 94

1.7.3. Der Hinterdarm . . . . . 97

1.7.4. Die Malpighigefäße . . . . . 98

1.7.5. Die Aufgaben des Darms . . . . . 99

1.8. Die Sinnesorgane, das Nervensystem, das endokrine System und das Verhalten . . . . . 103

1.8.1. Der histologische Aufbau . . . . . 104

1.8.2. Die Sinnesorgane . . . . . 109

1.8.2.1. Haarsensillen . . . . . 109

1.8.2.2. Skolopidien . . . . . 111

1.8.2.3.	Zusammengesetzte Sinnesorgane . . . . .	113
1.8.3.	Das Nervensystem im engeren Sinn . . . . .	128
1.8.3.1.	Die Bauchganglienketten . . . . .	128
1.8.3.2.	Das Cerebralganglion . . . . .	128
1.8.3.3.	Das Visceralnervensystem . . . . .	130
1.8.4.	Das endokrine System . . . . .	132
1.8.5.	Das Verhalten . . . . .	135
<b>1.9.</b>	<b>Das Tracheensystem . . . . .</b>	<b>146</b>
1.9.1.	Der Bau und die Entwicklung des Tracheensystems . . . . .	146
1.9.2.	Die Atmung . . . . .	151
<b>1.10.</b>	<b>Die Zirkulationsorgane und die Leibeshöhle . . . . .</b>	<b>153</b>
1.10.1.	Die Zirkulationsorgane . . . . .	154
1.10.2.	Das Gewebe der Leibeshöhle . . . . .	157
1.10.2.1.	Das Blut . . . . .	157
1.10.2.2.	Der Fettkörper . . . . .	159
1.10.2.3.	Die Pericardzellen . . . . .	165
1.10.2.4.	Die endokrinen Drüsen . . . . .	165
1.10.2.5.	Die Önozyten . . . . .	165
<b>1.11.</b>	<b>Die inneren Geschlechtsorgane . . . . .</b>	<b>166</b>
1.11.1.	Die männlichen Geschlechtsorgane . . . . .	166
1.11.1.1.	Die Geschlechtswege . . . . .	166
1.11.1.2.	Die Hoden . . . . .	168
1.11.1.3.	Die Spermatogenese . . . . .	168
1.11.2.	Die weiblichen Geschlechtsorgane . . . . .	171
1.11.2.1.	Die Geschlechtswege . . . . .	171
1.11.2.2.	Die Eierstöcke . . . . .	173
1.11.2.3.	Die Eibildung . . . . .	174
1.11.2.4.	Die Eireifung . . . . .	175
<b>1.12.</b>	<b>Die Entwicklung (Ontogenese) des Insekts . . . . .</b>	<b>177</b>
1.12.1.	Die Keimesentwicklung . . . . .	178
1.12.1.1.	Der Bau des Insekteneis . . . . .	179
1.12.1.2.	Der Verlauf der Primitiventwicklung . . . . .	181
1.12.1.3.	Die Keimhüllen und die Blastokinese . . . . .	189
1.12.1.4.	Der Verlauf der Definitiventwicklung . . . . .	194
1.12.1.5.	Das Auskriechen . . . . .	198
1.12.1.6.	Die Bedingungen der Keimesentwicklung . . . . .	200
1.12.1.7.	Die Typen der Keimesentwicklung . . . . .	209
1.12.2.	Die Jugendentwicklung (postembryonale Entwicklung) . . . . .	211
1.12.2.1.	Die Typen der Metamorphose und Jugendstadien . . . . .	215
1.12.2.2.	Die Vorgänge bei der Jugendentwicklung . . . . .	222
1.12.3.	Die postmetabolen Veränderungen am Insektenkörper . . . . .	261
1.12.3.1.	Die postmetabole Reifung . . . . .	261
1.12.3.2.	Die Geschlechts-(Fortpflanzungs-)periode . . . . .	262
1.12.3.3.	Die Periode des Alterns . . . . .	281

## 2. Die systematische Stellung und Gliederung der Klasse Insecta

2.1.	Die Stammesgeschichte und die systematische Stellung der Insekten . . . .	283
2.1.1.	Die Abstammung der Insekten . . . . .	283
2.1.2.	Die Kennzeichen der Insekten . . . . .	285
2.1.3.	Die stammesgeschichtliche Entfaltung der Insekten . . . . .	286
2.2.	Die systematische Gliederung der Insekten . . . . .	288
2.2.1.	Wesen und Methoden der Systematik . . . . .	289
2.3.	Die wichtigsten Abwandlungen des Grundplans der Insektenorganisation in systematischer Ordnung . . . . .	298
1.	Unterklasse: Entognatha (Entotropha), Sackkiefler . . . . .	300
1.	1. Ordnung: Diplura (Doppelschwänze) . . . . .	300
2.	2. Ordnung: Protura (Beintastler) . . . . .	302
3.	3. Ordnung: Collembola (Springschwänze) . . . . .	303
2.	Unterklasse: Ektognatha (Ektotropha), Freikiefler . . . . .	305
4.	4. Ordnung: Archaeognatha (Microcoryphia) (Felsenspringer) . . . . .	306
5.	5. Ordnung: Zygentoma (Fischchen) . . . . .	307
	Pterygota, geflügelte Insekten . . . . .	308
6.	6. Ordnung: Ephemeroptera (Eintagsfliegen) . . . . .	309
7.	7. Ordnung: Odonata (Libellen) . . . . .	312
8.	8. Ordnung: Plecoptera (Steinfliegen) . . . . .	316
9.	9. Ordnung: Embiodea (Spinnfüßer) . . . . .	318
10.	10. Ordnung: Saltatoria (Schrecken) . . . . .	321
11.	11. Ordnung: Phasmida (Gespenstheuschrecken) . . . . .	323
12.	12. Ordnung: Dermaptera (Ohrwürmer) . . . . .	323
13.	13. Ordnung: Mantodea (Fangheuschrecken) . . . . .	326
14.	14. Ordnung: Blattaria (Schaben) . . . . .	326
15.	15. Ordnung: Isoptera (Termiten) . . . . .	326
16.	16. Ordnung: Zoraptera (Bodenläuse) . . . . .	327
17.	17. Ordnung: Copeognatha (Staubläuse) . . . . .	331
18.	18. Ordnung: Phthiraptera (Tierläuse) . . . . .	334
19.	19. Ordnung: Thysanoptera (Fransenflügler) . . . . .	340
20.	20. Ordnung: Peloridiidina . . . . .	342
21.	21. Ordnung: Heteroptera (Wanzen) . . . . .	343
22.	22. Ordnung: Homoptera (Pflanzenläuse) . . . . .	344
23.	23. Ordnung: Megaloptera (Schlammfliegen) . . . . .	361
24.	24. Ordnung: Raphidioptera (Kamelhalsfliegen) . . . . .	361
25.	25. Ordnung: Planipennia (Netzflügler) . . . . .	361
26.	26. Ordnung: Coleoptera (Käfer) . . . . .	363
27.	27. Ordnung: Strepsiptera (Fächerflügler) . . . . .	372
28.	28. Ordnung: Hymenoptera (Hautflügler) . . . . .	376
29.	29. Ordnung: Trichoptera (Köcherfliegen) . . . . .	383
30.	30. Ordnung: Lepidoptera (Schmetterlinge) . . . . .	386
31.	31. Ordnung: Mecoptera (Schnabelhafte) . . . . .	395
32.	32. Ordnung: Diptera (Zweiflügler) . . . . .	398
33.	33. Ordnung: Siphonaptera (Flöhe) . . . . .	407

### 3. Das Insekt als Glied des Naturganzen (Ökologie)

3.1.	Umgebung, Umwelt und Anpassung . . . . .	412
3.2.	Lebensformtypen . . . . .	413
3.2.1.	Parasitische Fell- und Gefiederbewohner . . . . .	414
3.2.2.	Räuber . . . . .	416
3.2.3.	Wasserinsekten . . . . .	417
3.3.	Organisation und Umgebung . . . . .	419
3.3.1.	Bedeutung benachbarter Lebensräume . . . . .	421
3.3.2.	Stenökologie . . . . .	422
3.3.3.	Vorteile der Euryökologie . . . . .	425
3.4.	Wesen und Einteilung der Ökologie . . . . .	426
3.5.	Die Beziehungen zwischen Insekt und Umwelt (Autökologie) . . . . .	427
3.5.1.	Beziehungen zu der unbelebten Umwelt . . . . .	427
3.5.1.1.	Die Wirkung der abiotischen Faktoren . . . . .	428
3.5.1.2.	Die Wirkung der trophischen Faktoren . . . . .	450
3.5.2.	Beziehungen zu der belebten Umwelt . . . . .	458
3.5.2.1.	Beziehungen zwischen den Individuen einer Art (homotypische Relationen)	458
3.5.2.2.	Beziehungen zu anderen Organismen (heterotypische Relationen) . . . . .	479
3.6.	Die Beziehungen zwischen einer Insektenpopulation und Umwelt (Demökologie) . . . . .	512
3.6.1.	Reaktionsnormen der Insekten . . . . .	514
3.6.2.	Perioden im Leben . . . . .	522
3.6.3.	Massenwechsel, Biozönose, Abiozönose . . . . .	525
3.7.	Die Beziehungen zwischen den Gliedern einer Lebensgemeinschaft und die von außen darauf wirkenden Einflüsse (Synökologie) . . . . .	534
3.8.	Der Raum als ökologischer Faktor und der Massenwechsel im Raum . . . . .	537
3.9.	Die Insekten und der Mensch (angewandte Entomologie) . . . . .	539
3.9.1.	Nutzbare Insekten oder Nutzinsekten . . . . .	539
3.9.2.	Nützliche Insekten oder Nützlinge . . . . .	540
3.9.3.	Schädliche Insekten oder Schädlinge . . . . .	540
3.9.4.	Vorbeugungs- und Bekämpfungsmaßnahmen . . . . .	544
Anhang: Studienhilfen . . . . .		550
1.	Kleine Auswahl aus der entomologischen Literatur . . . . .	550
2.	Eine kurze programmierte Übersicht über die Insektenkunde . . . . .	556
3.	Verzeichnis der deutschen und wissenschaftlichen Namen . . . . .	572
4.	Sachregister . . . . .	613



# Einleitung

Die Insekten, von denen bisher über 780 000 rezente und etwa 15 000 fossile Arten beschrieben wurden, bilden rund drei Viertel bis vier Fünftel aller bekannten Tierarten (Fig. 1). Dabei gibt es immer noch viele unentdeckte Arten, selbst in einem so gut erforschten Land wie Deutschland. Vorsichtig geschätzt mögen es rund 2 Millionen Insektenarten sein, die die Erde bevölkern. Durch diese Artenfülle bilden die Insekten bei weitem die größte Tierklasse. Die Insektenordnung der Käfer allein ist schon so umfangreich wie alle nicht zu den Insekten gehörenden Tiere zusammen.

Auch der Individuenreichtum der Insekten ist sehr groß. Jeder von uns ist wohl schon einmal, wenn er an einem warmen Sommerabend am Ufer eines Gewässers spazierengegangen ist, in einen Mückenschwarm geraten und war entsetzt von der Menge der Tiere. Dicken Rauchschwaden gleich können die Schwärme der Zuckmücken (*Chironomidae*) um eine Kirchturmspitze tanzen, so daß sie schon die Alarmierung der Feuerwehr veranlaßt haben. Schwärmende Eintagsfliegen (*Ephemeroptera*) erinnern an ein Schneegestöber, und ihre Leichen müssen eimerweise zusammengekehrt werden. Dieses sind Banalitäten gegenüber den Massen, die bei Schädlingsplagen in Wäldern oder auf Feldern auftreten. Die größte Individuenmenge zeigen die Schwärme der Wanderheuschrecken, so bedeckt ein Schwarm der Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*) in Afrika oder im südwestlichen Asien nicht selten ein Gebiet von 500 bis 1200 ha. Ein solcher Schwarm wird von 700 Millionen bis 2 Milliarden Tieren gebildet und wiegt 1250 bis 3000 Tonnen. Man hat aber auch schon Schwärme auf 50 000 Tonnen geschätzt. Die Zahl der Individuen, die sie zusammensetzen, übersteigt unser Vorstellungsvermögen.

Der Individuenreichtum der Insekten wird durch ihre außerordentliche Fruchtbarkeit ermöglicht. Die Zahl der von einem Weibchen gelegten Eier übersteigt

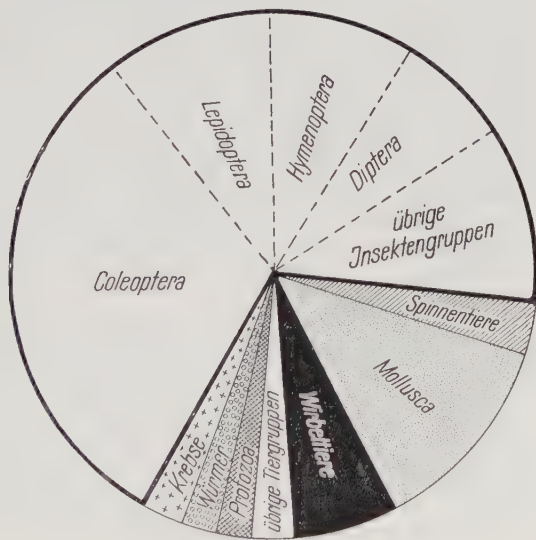


Fig. 1: Verhältnis der Artenzahlen der größeren Gruppen der rezenten Gesamttierwelt (Vollkreis) nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse. (Verändert nach ARNDT).

nicht selten 100 und erreicht oft 1000. Bei den staatenbildenden Arten ist die Eiproduktion noch bedeutend größer. Das Extrem wird von den Königinnen einiger afrikanischer Termitenarten (Macrotermitinae) erreicht, die an einem Tag bis zu 15000 und mehr Eier legen, und dieses mit geringen Unterbrechungen viele Jahre lang.

Erstaunlich groß ist auch die Anpassungsfähigkeit der Insekten. Mit Ausnahme des offenen Meeres, auf dessen Oberfläche nur einige Wasserläufer (*Halobates*) vorkommen, ist ihnen kein Lebensraum der bewohnbaren Erde von den Tropen bis in die Gebiete der Polarkreise und höchsten Gebirge ganz verschlossen. Sie leben auf und im Erdboden, auf und in Pflanzen, im Wasser, auf Schnee und Eis, in Höhlen, Häusern und Bergwerken, in Vorräten und allen Materialien organischer Herkunft, in tierischen und pflanzlichen Leichen, an Exkrementen und als Parasiten von Mensch und Tier. In der Natur gibt es kaum einen insektenfreien Raum. Wenn ein solcher entsteht, etwa durch Katastrophen wie Lavaergüssen, Bergstürzen, Meereseinbrüchen, Überflutungen oder Anschwemmungen oder auch durch die Tätigkeit des Menschen, so sind es Insekten, die ihn zuerst wieder besiedeln. Selbst Medien, in denen man keine Lebewesen vermutet, haben in ihnen ihre Bewohner gefunden. Auf den Gletschern leben Springschwänze, die nur solange sie von der Sonne beschiene werden, ihre Lebensverrichtungen ausüben können, sonst aber eingefroren sind; in den verhältnismäßig starken Salzlauge in Solkassen und Leitungsröhren der Gradierwerke gedeihen die Larven der Salzfliege (*Ephydra riparia*); ja selbst in den Petroleumpfützen, die in Amerika der Erde entquellen, finden die Larven einer anderen Ephydride, der Petroleumfliege (*Psilopa petrolei*) ihr Fortkommen, indem sie sich von den im Petroleum umgekommenen anderen Insekten ernähren.

Etwa 10000 Insektenarten sind bedeutende Schädlinge an der Gesundheit und der Wirtschaft des Menschen geworden, deren Bekämpfung für uns lebenswichtig ist und zahlreiche Probleme aufwirft, die nur durch das genaue Studium der Biologie und Ökologie dieser Tiere gelöst werden können. Die Ernährung der stetig zunehmenden Menschheit macht immer größere Sorge. Schon mehr als die Hälfte kann sich nicht mehr genügend ernähren. Dabei werden 20% der Welternte jährlich von Schädlingen trotz aller Bekämpfungsbemühungen vernichtet. Immer noch fallen jährlich Tausende und Abertausende von Menschen in den Tropen der Malaria, Schlafkrankheit und anderen von Insekten übertragenen Krankheiten zum Opfer. Auch hier stellt die Möglichkeit der Bekämpfung der Krankheitsüberträger unter den Insekten eine wichtige Maßnahme zur Gesunderhaltung der Menschen dar. Die erfolgreichste Bekämpfungsmethode ist immer noch die Anwendung chemischer Präparate, obwohl deren ständiger Gebrauch für die menschliche Gesundheit nicht ganz unbedenklich ist. Es muß daher versucht werden, durch biologische Methoden das Auftreten der Schädlinge in wirtschaftlich tragbaren Grenzen zu halten oder ganz zu verhindern.

Nur klein ist die Zahl der nützlichen Insekten, die bis jetzt zur biologischen Regelung schädlicher Insekten eingesetzt werden können oder auch zur Vertilgung von Unkraut künstlich vermehrt werden. Von Nutzen für den Menschen sind auch in der Erde lebende Insekten durch die Förderung der Humusbildung und Durchlüftung des Bodens und dadurch seiner Fruchtbarkeit. Wasserinsekten beeinflussen als Nahrung für Süßwasserfische die Erträge der Fischerei. Der Wert der Mitwirkung der Insekten bei der Erhaltung der Selbstregulierung, d. h. der Gleichgewichte in Energiefluß und Stoffkreislauf, in den vom Menschen aus-

gebeuteten oder verschmutzten und dadurch stark veränderten Lebensräumen ist erst in den letzten beiden Jahrzehnten allgemeiner bekannt geworden. Die Bedeutung der nutzbaren Insekten, die selbst oder deren Produkte, wie Honig, Wachs und Seide, schon seit den frühesten Zeiten vom Menschen verwendet werden und die Grundlage für die Entstehung ganzer Kulturen gegeben haben, hat mit der zunehmenden Technisierung stark abgenommen. Wirtschaftliche Bedeutung haben nur noch Honigbiene (*Apis mellifera*) und Chinesischer Maulbeerseidenspinner (*Bombyx mori*) in größerem Maße. Dagegen sind viele Insekten wichtige Versuchstiere in genetischen, entwicklungsphysiologischen und physiologischen Laboratorien geworden (Fig. 2). An ihnen wurden Grundlagen moderner biologischer

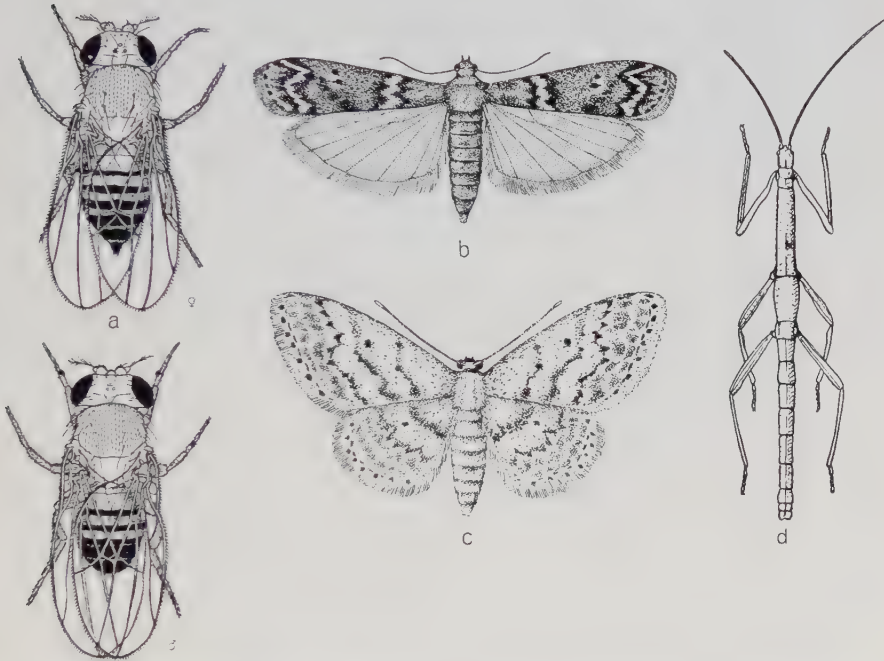


Fig. 2: Beispiele für wichtige Versuchstiere: a *Drosophila melanogaster*, ♂ und ♀, Wildform nach KÜHN aus CLAUS-GROBBEN, b *Ephestia kuehniella* (Mehlmotte), c *Ptychopoda seriata*, d *Carausius morosus*. (Nach LING ROTH aus IMMS).

Erkenntnisse gewonnen. Ihre Bedeutung als Laboratoriumstiere nimmt immer mehr zu. Auch die Schönheit der Insekten und ihre interessante Lebensweise haben schon von jeher Menschen bewogen, sich mit ihnen zu beschäftigen, und Freude und Erholung finden lassen.

Die harte Notwendigkeit für den Menschen, mit den Insekten um seine Existenz zu kämpfen, und seine spielerische Beschäftigung mit ihnen sind die beiden Wurzeln für eine besondere Wissenschaft geworden. ARISTOTELES (384/383 bis 322/321 v. Chr.) und CAJUS SECUNDUS PLINIUS (23/24 bis 79 n. Chr.) haben uns die Kennt-







Die Anzahl der Publikationen über die Insekten ist heute für einen Einzelnen schon seit vielen Jahren unübersehbar geworden. Der jährliche Zuwachs allein wird auf über 10000 geschätzt. Das vorliegende Buch will einen ersten Überblick über das vielseitige Gebiet der Insektenkunde geben. Es sollen behandelt werden:

1. Bau, Leistungen und Entwicklung des Insektenkörpers,
2. Systematische Stellung und Gliederung der Klasse Insecta,
3. Das Insekt als Glied des Naturganzen mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für den Menschen.



# 1. Bau, Leistungen und Entwicklung des Insektenkörpers

## 1.1. Was ist ein Insekt?

Die Insekten sind eine Klasse des Stammes Arthropoda, Gliederfüßer. Diese unterscheiden sich von allen anderen Tierstämmen durch den Besitz eines gegliederten, panzerartigen Haut- oder Außenskelettes, das zum großen Teil aus einem sehr kompliziert gebauten, stickstoffhaltigen Polysaccharid, dem Chitin, mit verschiedenen organischen oder anorganischen Einlagerungen (Inkrusten) besteht und eine tote Abscheidung der lebenden Hautepithelzellen darstellt. Während beim Wirbeltier, das ein Innenskelett besitzt, die Muskeln außen am Skelett ansitzen und daher Knochen und Muskulatur durch Anlagerung immer weiter wachsen können, befinden sich die Muskeln der Arthropoden im Innern des toten und daher nach seiner Bildung kaum mehr zunahmefähigen Chitinpanzers, der ebenso wie eine mittelalterliche Ritterrüstung aus einer Anzahl von zueinander verschiebbaren Platten und röhrenartigen Gliedern besteht. Will ein solches Tier wachsen, so geht dieses nur so weit, wie dieser Panzer gedehnt werden kann. Ist dann das Wachstum noch nicht beendet, so muß er gesprengt werden, was bei den Insekten in der Regel in der dorsalen Mittellinie erfolgt. Das Tier steigt aus dem zu klein gewordenen Panzer heraus, wächst und bildet einen neuen, größeren aus. Dieser Vorgang, der sich nach bestimmten Intervallen mehrmals wiederholt, wird von Hormonen gesteuert. Man nennt ihn Häutung.

Bei den primitiven Insekten gleichen gewöhnlich schon die aus dem Ei kommenden Larven in ihren wesentlichen Zügen bis auf das Fehlen der Flügel und äußeren Geschlechtsorgane den erwachsenen Tieren oder Imagines. Nur wenn die Larven eine ganz andere Lebensweise wie ihre Imagines führen, z.B. im Wasser leben, während die Imagines Lufttiere sind, haben sie dazu nötige Organe sekundär erworben. Man nennt solche Organe Larvalorgane (z.B. die Fangmaske der Libellenlarven). Bei der Häutung stellt das Herausziehen langer Gliedmaßen aus der alten Haut immer eine Gefahr für das Insekt dar, da dadurch der Häutungsvorgang verlängert und erschwert wird. Bei Störungen können solche Gliedmaßen abreißen oder sich nicht aus der alten Haut lösen, was zur Verkrüppelung und zum Tod des Insekts führen kann. Bei den höheren Insekten sehen die Wachstumsstadien, die Larven, ganz anders als die Imagines aus. Ihre Gestalt ist in der Regel weniger stark gegliedert. Beine und Fühler sind mehr oder weniger rückgebildet und die Flügelanlagen sind als Imaginalscheiben in das Innere des Körpers verlagert, wodurch der Häutungsvorgang einfacher verläuft. Da bei der Umwandlung von der Larve, dem Freß- und Wachsstadium, zur Imago, dem Fortpflanzungsstadium, ein vollständiger Umbau der meisten Organe stattfinden muß – noch dazu, da oft auch die Lebensweisen von Larve und Imago sehr verschieden sein können –, wird zwischen diesen Stadien ein besonderes Ruhestadium, die Puppe, eingeschaltet. Die in dieser Weise stattfindende Verwandlung oder Metamorphose bezeichnet man als Holometabolie, während man das allmähliche Heranwachsen der Larven zur Imago ohne Zwischenschaltung einer Puppe Hemimetabolie nennt.

Der Insektenkörper (Fig. 3) gliedert sich in drei große Abschnitte: Kopf, Brust (I–III) und Hinterleib (1–11). Diese Gliederung kann bei Entoparasiten und Larven von Holometabolen nicht mehr deutlich erkennbar sein. Wie

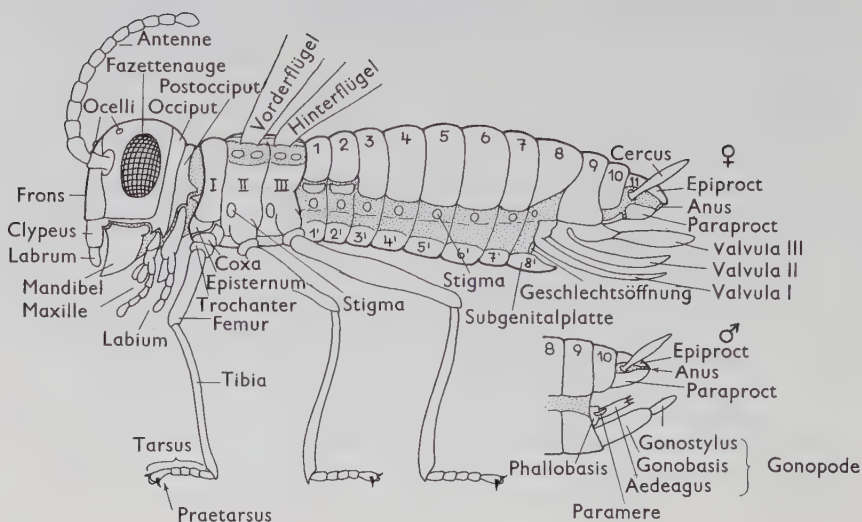


Fig. 3: Schema der Gliederung eines geflügelten Insekts. ♀ = Weibchen, darunter Abdomenende des Männchens (♂). (In Anlehnung an SNODGRAS und WEBER). Deutsche Bezeichnungen für die in der Zeichnung gebrauchten wissenschaftlichen Bezeichnungen:

**Abdomen:** Hinterleib, seine Segmente werden mit arabischen Ziffern bezeichnet. **Aedeagus:** Ausführgang des männlichen Geschlechtsapparates, Kopulationsorgan. **Anus:** After, Ausgang des Darmtraktes. **Antenne:** Fühler. **Cercus:** Hinterleibsanhänge, Schwanzfäden. **Clypeus:** Verbindungsstück zwischen Kopfkapsel und Oberlippe. **Coxa:** Hüfte. **Epiproct:** Subanalplatte, Chitinspange über dem After. **Episternum:** vor dem Sternum des 1. Brustsegmentes gelegene Chitinplatte. **Femur:** Schenkel. **Frons:** Stirn. **Gonopode** mit **Gonobasis** und **Gonostylus** bilden das sehr verschieden ausgebildete Klammerorgan am männlichen Kopulationsapparat. **Labium:** Unterlippe. **Labrum:** Oberlippe. **Mandibel:** Oberkiefer. **Maxille:** Mittelkiefer. **Paramere:** Teil des männlichen Kopulationsapparates. **Paraproct:** Sternum des letzten Hinterleibssegmentes. **Postocciput:** Chitinspange hinter der Hinterhauptregion. **Praetarsus:** Spitzenglied des Tarsus, letztes Fußglied. **Stigma:** Atemloch, Öffnung der Tracheen, Luftröhren. **Subgenitalplatte:** Sternit unter der weiblichen Geschlechtsöffnung. **Tibia:** Schiene. **Trochanter:** ringförmiges Glied, das die Drehung der Beine ermöglicht. **Valvula I, II und II** bilden den weiblichen Eilegeapparat. **I:** Prothorax, 1. Brustsegment, seine Rückenplatte wird als Pronotum oder Halsschild bezeichnet, seine Bauchplatte als Prosternum. **II:** Mesothorax, 2. Brustsegment mit Mesonotum und Mesosternum. **III:** Metathorax, 3. Brustsegment mit Metanotum und Metasternum. 1, 2, 3 ... 11: Tergite, Rückenplatten des Hinterleibs. 1', 2', 3' ... 11': Sternite, Bauchplatten des Hinterleibs. **Punktierte Flächen:** Membranen.

bereits erwähnt, besteht der Hautpanzer aus einzelnen Platten und Röhren, die durch Membranen beweglich miteinander verbunden sind. Der Körper wird von einer Anzahl Segmenten zusammengesetzt, von denen das typische Körpersegment im Brustabschnitt noch am besten erhalten ist (Fig. 42). Es besteht aus einer Rücken- und Bauchplatte, die durch Seitenplatten (bzw. Membranen), den Pleuren, miteinander verbunden sind. Seitlich am Sternum sitzen die Extremitäten an. Aus ur-



sprünglich so gebauten Segmenten sind alle Körperabschnitte durch mehr oder weniger starke Verschmelzungen, Umbildungen und Reduktionen entstanden.

Der Kopf (Caput) besteht, wie man am Embryo noch erkennen kann (Fig. 34a, 78), aus dem Acron und 5 oder wahrscheinlich 6 Segmenten, (1.) das vermutete praeantennale Segment, (2.) das Fühler-, (3.) das Interkalar- (ohne Extremitäten, homolog dem 2. Fühlersegment der Krebse), (4.) das Mandibular- und (5., 6.) das 1. und 2. Maxillarsegment. Sie sind zu einer festen Kopfkapsel miteinander verschmolzen, an der man keine Segmentgrenzen mehr erkennen kann. Die Segmente des vorderen Kopfabschnittes tragen im typischen Fall ein Paar seitliche Fazettenaugen (Fig. 4a, Au) und drei Stirnaugen (Oc). Letztere sind häufig rückgebildet, erstere können bei ständig im Dunkeln lebenden Arten und bei Larven in Einzel-Augen aufgelöst oder ganz verschwunden sein. Die Fühler (Ant) sind lang und vielgliedrig und neigen zur Reduktion und Verkürzung. Die Ausbildung der Mundwerkzeuge ist sehr verschieden: kauend, stechend-saugend oder leckend saugend.

Der Brustabschnitt (Thorax) (Fig. 3) besteht aus drei Segmenten, Pro- (I), Meso- (II) und Metathorax (III), von denen jedes ein Paar Beine trägt. Jedes Bein besteht trotz mannigfaltiger Spezialisierung immer aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und einem ein- bis fünfgliedrigen Tarsus. Bei Larven und seltener bei Imagines können die Beine auch verschwinden. Bei den Imagines aller Insekten mit Ausnahme der primär ungeflügelten Apterygota tragen Meso- und Metathorax je ein Paar Flügel, die aus einer Hautduplikatur bestehen und – bei Weibchen mehr und öfters als bei Männchen – bis zum vollständigen Schwinden reduziert sein können.

Der Hinterleib (Abdomen) (Fig. 3, 1–11) besteht aus elf Segmenten und dem Telson. Bei den höheren Insekten ist die Zahl der Abdominalsegmente verringert und das Telson zu einem Ring reduziert. Die letzten Segmente sind durch die Ausbildung der Kopulations- und Eilegeorgane stark umgebildet. Bei niederen Insekten kommen Reste von Abdominalgliedmaßen vor. Auch die ursprünglich vielgliedrigen Cerci am 11. Segment sind umgebildete Reste abdominaler Gliedmaßen. Die Geschlechtsöffnung liegt beim Männchen im 9. und beim Weibchen zwischen dem 8. und 9. Segment, der Anus im Telson.

Von den inneren Organen der Insekten (Fig. 4b) fällt zunächst der Darmkanal auf. Er beginnt mit der Mundöffnung und zieht sich mitten durch das Tier bis zum After hindurch. Er gliedert sich in Vorderdarm (bestehend aus Schlund, Kropf und Kaumagen), in den die Mandibular- (MdDr), Maxillar- (MxDr), und Labialdrüsen (LbDr) münden, den oft mit Blindsäcken versehenen Mitteldarm (MD), an dessen Ende die Malpighischen Gefäße (MG) einmünden, und End- oder Hinterdarm (HD), der in das im After oder Anus (A) nach außen mündende Rectum mit den Rectalpapillen (RPap) übergeht. Vorder- und Enddarm sind mit einer kutikularen Intima ausgekleidet.

Am Nervensystem kann man das im Kopf liegende Oberschlundganglion oder Gehirn (Prot + Deut), einen Komplex von Ganglienzellen, die vor allem Fühler und Augen als die wichtigsten Sinnesorgane versorgen, erkennen. Mit einer Kommissur, dem Schlundring, steht das Oberschlundganglion mit dem auf der Bauchseite liegenden Unterschlundganglion in Verbindung, das durch die Verschmelzung der jeweils paarigen Ganglien der drei Mundgliedmaßensegmente entstanden ist. Es folgen nun im Brustabschnitt je ein Ganglienpaar (Gg) in einem Segment, die durch Quer- und Längsverbindungen miteinander verbunden sind. Sie können allerdings auch in mehr oder minder starkem Maß miteinander verschmelzen. Im Hinterleib folgen dann in gleicher Anordnung bis zu 11 Ganglienpaare. In den letzten

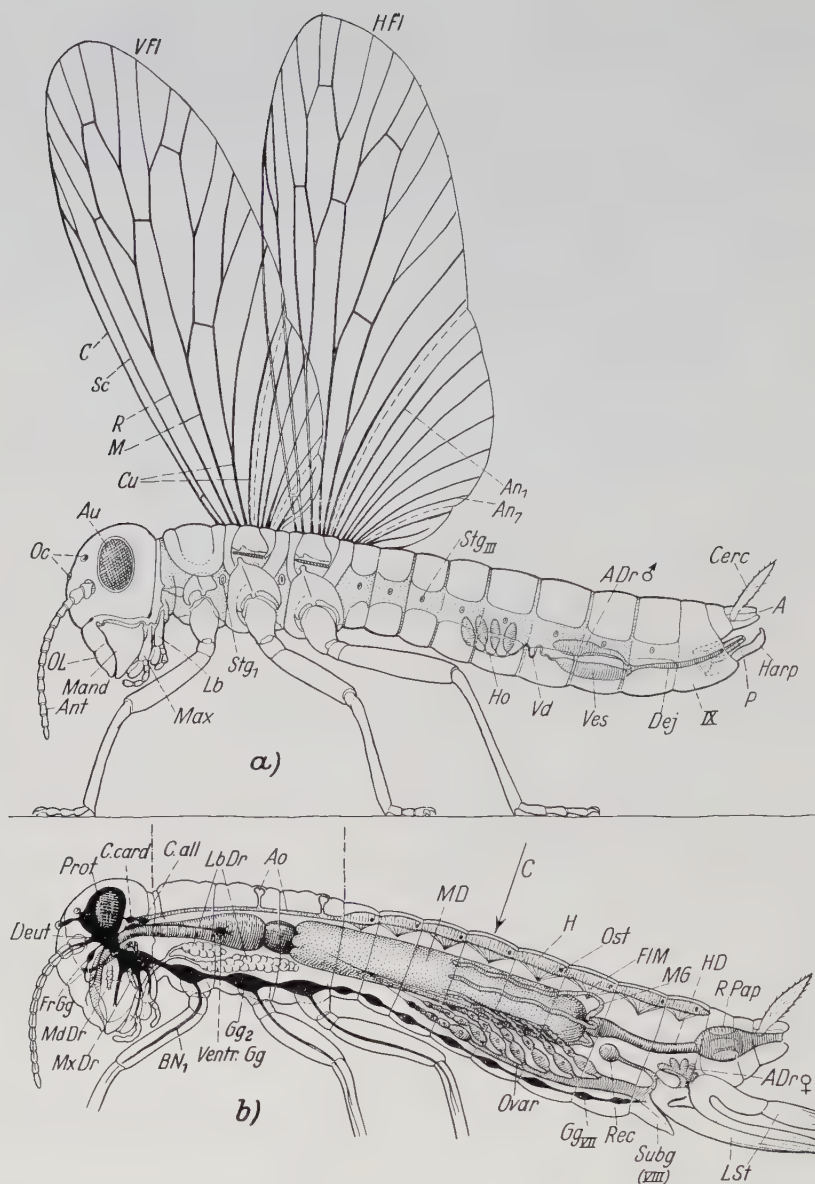


Fig. 4: Bauplan eines geflügelten Insekts.

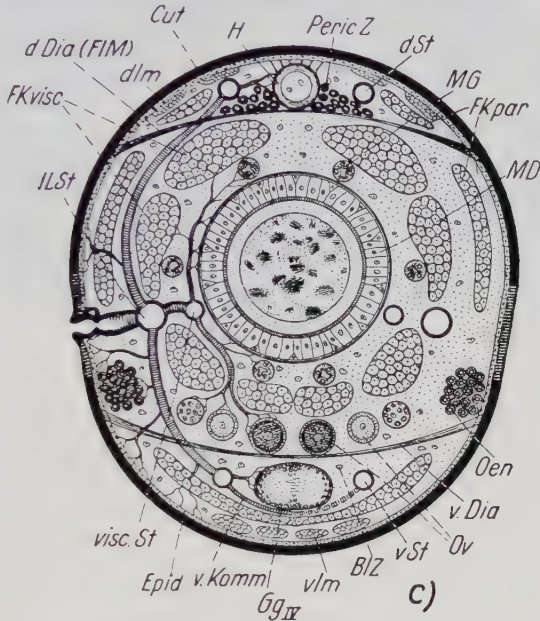
a Seitenansicht des ♂, Membranen punktiert, Flügel der linken Seite an der Wurzel abgeschnitten, Flügel der rechten Seite maximal gehoben und vorgeschwenkt. Innere Geschlechtsorgane eingezeichnet.

b Seitenansicht des ♀, innere Organe eingezeichnet, Nervensystem schwarz.

c Querschnitt durch das Abdomen des ♀ in Richtung des Pfeils c in b, vom Tracheensystem sind rechts nur die Längsstämme eingezeichnet (alle vorkommenden). A = After, ADr =

Segmenten sind sie vielfach verschmolzen und nach vorn gerückt. Das so gebildete auf der Bauchseite liegende Nervensystem nennt man Strickleiternnervensystem oder Bauchmark.

Über dem Darm im Abdomen liegt das Herz (H), das sich nach vorn in die Aorta (Ao) fortsetzt. Es besitzt segmental angeordnete Ostien (Ost), durch die es bei rhythmisch pulsierenden Bewegungen das Blut aus der Leibeshöhle aufnimmt und durch die Aorta nach vorn treibt. Ein geschlossenes Blutkreislaufsystem gibt es nicht. Die Atmung erfolgt durch Tracheen. Diese sind mit einem Spiralfaden versteifte Chitinröhren, die in einigen Längssträngen (Fig. 4c, ILSt, visc St, v St) den ganzen Körper durchziehen und sich vielfach verzweigende Äste an alle Organe



Anhangsdrüse, An = Analader, Ant = Antenne, Ao = Aorta, Au = Komplexauge, BLZ = Blutzellen, BN = Beinnerv, C = Costa, C.all = Corpus allatum, C.card = Corpus cardiacum, Cerc = Cercus, Cu = Cubitalader, Cut = Kutikula, dDia = dorsales Diaphragma, Dej = Ductus ejaculatorius, Deut = Deutocerebrum, dlm = dorsaler Längsmuskel, dSt = dorsaler Längsstamm (Trachee), Epid = Epidermis, FKpar, visc = parietale, viscerale Lage des Fettkörpers, FLM = Flügelmuskeln des Herzens, FrGg = Frontalganglion, Gg = Ganglion, H = Herz, Harp = Harpago, HD = Hinterdarm, HFl = Hinterflügel, Ho = Hoden, Lb = Labium, LbDr = Labialdrüse, LSt = Legestachel (Ovipositor, vgl. Fig. 49), ILSt = lateraler Längsstamm (Trachee), M = Medialader, Mand = Mandibel, Max = Maxille, MD = Mitteldarm, vgl. Fig. 44, MdDr = Mandibulardrüse, MG = Malpighigefäß, MxDr = Maxillardrüse, Oc = Ozellen, Oen = Oenozysten, OL = Labrum, Ost = Ostium, Ov = Ovariolen, P = Penis, PericZ = Pericardialzellen, Prot = Protocerebrum, R = Radialader, Rec = Receptaculum seminis, RPap = Rectalpapillen, Sc = Subcosta, Stg1,2 = thorakale, StgIII = 3. abdominales Stigma, Subg = Subgenitalplatte (StVIII), Ves = Vesicula seminalis, Vd = Vas deferens, VDia = ventrales Diaphragma, VentrGg = Ventricularganglion, VFl = Vorderflügel, vKomm = Ventralkommissur (Trachee), vlm = ventraler Längsmuskel, viscSt = viszeraler Längsstamm, vSt = ventraler Längsstamm (Trachee), VIII, IX = 8., 9. abdominales Sternit.

und in die Extremitäten senden. Durch die in den Seitenplatten von höchstens 10 Segmenten gelegenen Atmungsöffnungen (Stigmen) (Fig. 4a, Stg) stehen sie mit der Außenluft in Verbindung. In der Regel sind die Insekten getrenntgeschlechtlich.

Die Geschlechtsorgane liegen mit ihren schlauchförmigen Hodenfollikeln (Fig. 4a, Ho) oder Ovariolen (Fig. 4b, Ovar) zwischen dem 5. und 7. Abdominalsegment. Ihre Ausführgänge sind mit sehr verschieden gestalteten, drüsigen Anhangsorganen versehen, die bei der Begattung, für die Lebenderhaltung des männlichen Spermas in den weiblichen Organen bis zur Befruchtung der Eier und bei der Eiablage oder der Spermatophorenbildung von Bedeutung sind.

Im Brustabschnitt wird bei weitem der größte Teil des Raumes von kräftigen Muskelpaketen eingenommen, die zur Bewegung der Flügel dienen. Die zweitstärksten Muskeln sind die Kaumuskeln, die den größten Teil der Kopfkapsel ausfüllen. Der Hinterleib ist oft sehr stark von Fettkörpern erfüllt.

## 1.2. Die Körperdecke

Das Insekt wird vollständig von der Körperdecke (Haut, Integument) umgrenzt. Sie entsteht aus dem Ektoderm, das seinen ursprünglichen Charakter eines einschichtigen Epithels nach Abgliederung des Nervensystems wiedergewonnen hat (S. 183, Fig. 110). Es zeigt bei allen Organen, die aus ihm entstehen, die Fähigkeit, eine apikale Kutikularschicht abzuscheiden. Diese kleidet als Intima die Hohlräume der inneren Organe aus, die als Ektodermeinstülpungen angelegt werden (der komplexen Drüsen, der Tracheen, des Vorder- und Mitteldarmes und der Geschlechtswege). Sie überzieht als Kutikula die Haut, an deren Aufbau sich außer dem Ektoderm auch spärliche mesodermale Elemente beteiligen (Cutis S. 14, Perineurium S. 108, Blutzellen S. 47) und bildet hier das Hautskelett, den Hautpanzer, der die Arthropoden kennzeichnet. Kutikula und Intima stellen eine durchgehende, geschlossene Schicht dar, scheinbare Öffnungen sind fast stets Einstülpungsstellen, nur in wenigen Ausnahmefällen kommen Durchbrüche vor, z. B. bei Entstehung des durchgehenden Darms (S. 196).

Die Körperdecke ist eine vielseitige leistungsfähige, lebendige Einheit, funktions- und entwicklungsbedingten Wandlungen unterworfen und weder an allen Körperstellen noch gar bei allen Arten übereinstimmend gebaut oder gleichartig funktionierend. Ihre Aufgaben sind zahlreich, so gibt sie dem Körper Form und Größe (S. 299). Sie ist die Trägerin der Färbung (S. 26) und Zeichnung (S. 32) und bedingt dadurch wesentlich die Ausbildung von Habitus und Tracht (S. 511). Sie ermöglicht die Beweglichkeit und Bewegungsfähigkeit durch Gliederung in einzelne, gegeneinander verschiebbare Körperringe (Segmente) und gegliederter Anhänge (Extremitäten) (S. 49 ff.). Sie bietet auf ihrer Innenfläche oder durch Fortsätze nach Innen Ansatzmöglichkeiten für die zur Bewegung notwendigen Muskeln (S. 25 und 46). Sie schützt vor schädlichen Einwirkungen der Umwelt mechanischer, chemischer und physikalischer Art (S. 21), ermöglicht aber auch die Sauerstoffaufnahme aus den umgebenden Medien (S. 153) und die Ausscheidung von Endprodukten des tierischen Stoffwechsels durch Sekretion und Transpiration (S. 440).

### 1.2.1. Feinbau der Körperdecke (Fig. 5)

Die Körperdecke besteht aus drei Schichten:

1.2.1.1. Die Epidermis (Oberhaut, Hypodermis) stellt als Matrix (Mutter-



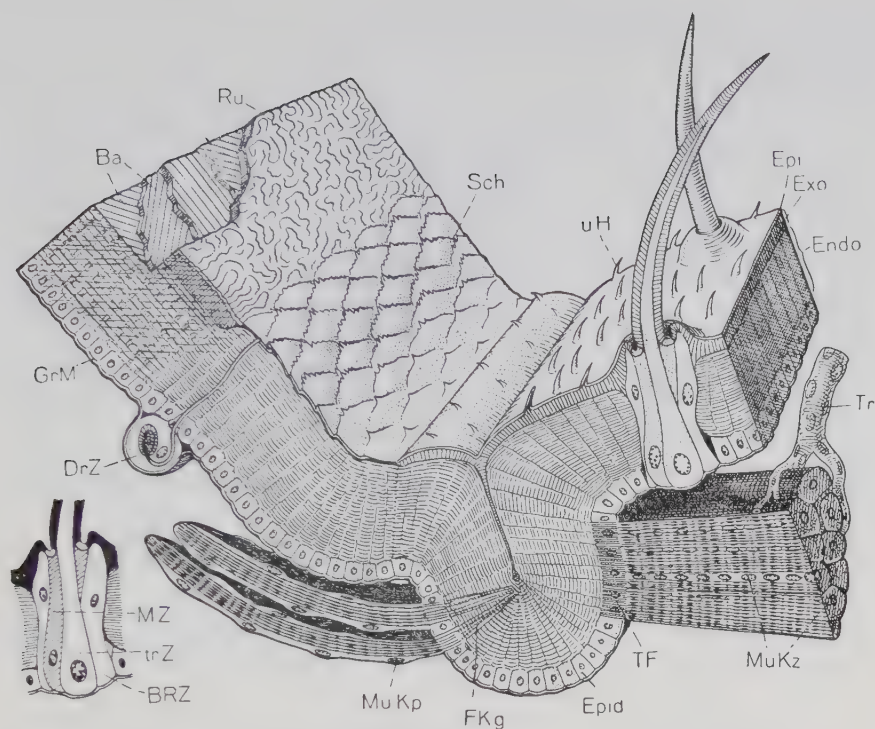


Fig. 5: Blockdiagramm eines kombinierten Ausschnitts aus der Insektenhaut.

Links ist Runzelskulptur der Oberfläche (Ru) und Zusammensetzung der Endokutikula (Endo) aus Balkenlagen dargestellt, deren 4 oberste (Ba) in verschiedenem Umfang abgetragen sind, um die wechselnde Balkenrichtung zu zeigen. In der Mitte ist ein Streifen Membran mit Schuppenkulturn (Sch) und stark verdünnter Exokutikula (Exo) und einer versenkten Drüsenzelle (DrZ) gezeichnet. Rechts ein Sklerit mit einfach geschichteter Endokutikula, unechten (uH) und echten Haaren und einer innenskelettalen, durch Faltung entstandenen Leiste, an die 2 Muskeln herantreten, einer (rechts) mit zentraler Kernreihe (MuKz) und einfachen Mikrotubuli (TF), einer (links) mit peripheren Kernen (MuKp) und einem Faserkegel (FKg). An den einen Muskel tritt eine Trachee (Tr) heran; links unten ist das eine echte Haar nochmals gezeichnet, um die Bildungszellen besser zu zeigen. Weitere Abkürzungen s. Text, auch auf S. 22 und 23.

oder Bildungszellen) der Kutikula und der Basalmembran die Grundlage der ganzen Körperdecke dar. Sie ist ein einschichtiges Epithel, dessen Mächtigkeit und sonstige Beschaffenheit mit seinem vorwiegend vom Häutungsrythmus (S. 225) abhängigen Funktionszustand wechselt. Im Verlauf der Ontogenie und der Häutung besteht sie aus hohen, gut begrenzten Zellen, im Ruhezustand und bei alten Tieren aus flachen Zellen mit schwachen oder keinen Zellgrenzen. Bei *Calliphora* schwankt z.B. das Zellvolumen zwischen  $250000 \mu^3$  und  $350 \mu^3$ . Neben den gewöhnlichen Epidermiszellen (Fig. 5, Epid), den Deckzellen, enthält das Epithel in wechselnder Zahl, Lage und Verteilung baulich und funktionell verschiedenartig differenzierte Zellen, Drüsenzellen (S. 80), Haarbildungszellen (S. 22), Sinneszellen (S. 106), Önozyten (S. 165) usw., durchweg Abkömmlinge embryonaler oder larvaler Epi-

Tab. 1. Der Aufbau des Integuments der Insekten

Außenwelt

Epikutikula ohne Chitin	Zementschicht (oft fehlend oder unvollständig) mit Phenolen gegerbte Lipoproteine
	Wachsschicht (100 bis 1000 Å) Mischung von hochmolekularen, gesättigten, geradzah- ligen Alkoholen, hochmolekularen, geradzahli- gen n-Fettsäuren und Paraffinen.
	Kutikulinschicht (150 Å) Arthrodin, das in den Skleriten durch Chinone zu Kutikulin gegerbt ist, mit Lipoidzusatz. Dichte Schicht (nicht immer ausgebildet) elektronenoptisch homogen und dicht mit eingelager- ten Inseln loser Struktur.
Kutikula	Exokutikula in Sklerotin gegerbte Chitinproteine, bernsteinfarbig bis schwarz, nicht färbbar.
	Mesokutikula (nicht immer ausgebildet) in Prosklerotin umgewandeltes Arthropodin, fuch- sinophil.
	Endokutikula ungegerbtes Arthropodin mit meist lamellösem Auf- bau, farblos, bei Azanfärbung blau bis grün
Subkutikula ohne Chitin	von Mucopolysacchariden gebildet, granulös durch angelagerte Granula.
Epi- oder Hypodermis	Platten- oder Zylinderepithel mit Hautdrüsen und Önozyten
	Basal- oder Grundmembran, basale Ausläufer der Epithelzellen
Körper- höhle	Haemozyten – Muskulatur – Nerven, die auch in die Kutikula eindringen – bindegewebige Schicht

dermiszellen und in der Regel intraepidermal, d.h. distal von der Grundmembran gelegen.

1.2.1.2. Die Grundmembran (Lamina basalis) (Fig. 5, GrM) überzieht die Basalseite der Epidermis und umkleidet auch die in die Leibeshöhle hineinhängenden Abkömmlinge der eigentlichen Epidermiszellen (z.B. Drüsenzellen, Haarbildungszellen Abb. 5, DrZ, trZ usw.) mit Ausnahme der versenkten Sinneszellen, bei denen trotz epidermaler Abkunft andere Verhältnisse vorliegen (S. 106). Hauptbestandteil der Grundmembran ist eine echte Basalmembran, eine auch an den Muskelansätzen durchgehende, von den Epidermiszellen abgeschiedene, nichtzellige, mehrschichtige Lamelle von Ultra-Gitter-Struktur, die nur elektronenoptisch festgestellt werden kann, während sie lichtmikroskopisch homogen erscheint. Sie kann nach der Leibeshöhle zu durch angelagerte Blutzellen oder durch eine aus dem Peritoneum (S. 153) entstandene, feine bindegewebige, zellige «Cutis» verstärkt werden, die sich zuweilen als Perimysium auf die Muskeln fortsetzt (S. 41).

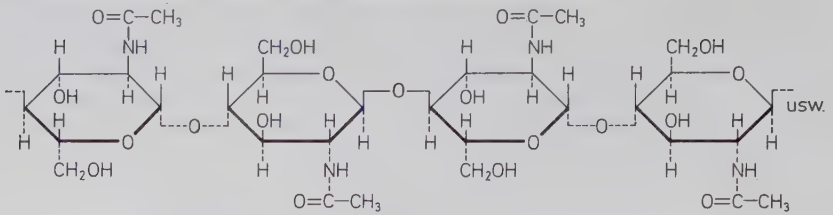
1.2.1.3. Die Kutikula ist eine chemisch und histologisch höchst kompliziert gebaute Bildung, die in zwei Hauptformen auftritt, als Sklerite, d.h. als feste, elastisch-harte Panzerplatten, und als biegsam-zähe, aber meistens nicht besonders dünne Membranen. Diese ermöglichen, als Gelenkhäute zwischen die Sklerite eingeschaltet, deren Bewegung (Gelenke S. 50), können aber auch ganze Körperabschnitte bekleiden und gestatten dann dank ihrer Dehnbarkeit selbst große Veränderungen des Körpervolumens (S. 261). Am Aufbau der Kutikula, die durch apikale Ausscheidung aus dem Plasma der Epidermiszellen, kombiniert mit Umwandlung von Plasma in Kutikularsubstanz entsteht, beteiligen sich Wasser, Proteine, Chitin und Lipide. Sie besteht aus zwei nach chemischer Zusammensetzung und Bildungsweise grundverschiedenen Hauptschichten: der mächtigen, chitinhaltigen Prokutikula (Präkutikula) und der viel schwächeren, chitinfreien Epi-kutikula. Zwischen Epidermis und Prokutikula findet sich die nicht chitinhaltige, von sauren Mucopolysacchariden aufgebaute, durch angelagerte Körnchen granulöse Subkutikula, ein Ort wichtiger chemischer Prozesse bei der Kutikulabildung.

Das Verhältnis der die Kutikula aufbauenden Grundstoffe zueinander ist in Skleriten und Membranen, in den einzelnen Körperabschnitten und nach Art, Alter und Geschlecht der Tiere verschieden. So besteht z. B. die ganze Kutikula von *Periplaneta americana* aus 37 % Wasser, 44 % Proteinen, 15 % Chitin und 4 % Lipiden. Im einzelnen betrachtet weichen die Werte von diesen Durchschnittswerten allerdings weit ab. So ist der Chitingehalt der Flügel rund 20 %, der der Hinterleibstergite bei frisch gehäuteten Männchen 10,5 % und ebensolchen Weibchen 11,5 %, bei alten ausgefärbten Tieren aber entsprechend 20 % und 19 %. Der Wassergehalt der Kutikula beträgt bei alten Männchen und Weibchen 24 % bzw. 17 %, bei frisch gehäuteten Tieren in beiden Geschlechtern aber 44 %.

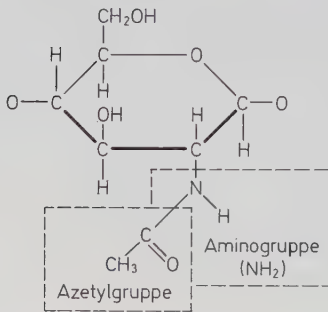
1.2.1.3.1. Die **Prokutikula** liegt unmittelbar der Epidermis auf. Sie wird entweder in Form eines Lamellenstoßes (Fig. 5 rechts) oder (z. B. in den Skleriten von Käfern, Schaben und Wanzen) in Form von übereinander gelagerten, sich in einem bestimmten Winkel (45–75°) überkreuzenden Balkenlagen (Fig. 5, Ba) angelegt und meistens in ihrer ganzen Dicke von Porenkanälen durchsetzt. Sie besteht aus einem Chitin-Proteinkomplex, dem Chitinprotein. Sein wichtigster Bestandteil ist ein Stickstoff enthaltendes Polysaccharid (Polyazetylglukosamin), das 1823 ODIR Chitin genannt hat. Als seine Bruttoformel wird jetzt  $(C_8H_{13}O_5N)_x$  angegeben, seine Strukturformel ist in Fig. 6 dargestellt. Entgegen der früheren Ansicht, wonach bei Arthropoden nur  $\alpha$ -Chitin auftritt, soll bei Insekten auch  $\beta$ - und  $\gamma$ -Chitin vorkommen. Es besteht durchschnittlich aus 31 Ketten von Acetylglukosamin-Molekülen. Diese Kettenmoleküle legen sich aneinander, vielleicht unter Ausbildung sekundärer (Hydrogen-)Bindungen zwischen den Acetylgruppen verschiedener Molekülketten, vielleicht auch durch andere Bindungen. Es entstehen dadurch größere Einheiten, die als Micellen bezeichnet werden. Diese legen sich zu Mikro-fibrillen zusammen, die einen Durchmesser von durchschnittlich 100 Å haben. Doch werden Grenzwerte von 70 und 200 Å angegeben. Die Mikrofibrillen können sich zu den mikroskopisch sichtbaren Balken zusammenlegen, die im polarisierten Licht wegen ihrer Doppelbrechung leicht zu erkennen sind.

Da die doppelbrechenden, elektronenoptisch sehr dicht erscheinenden Schichten mit nicht doppelbrechenden, elektronenoptisch weniger dichten Schichten abwechseln, entsteht ein deutlicher lamellöser Aufbau. Die Chitinmicellen setzen sich kontinuierlich von einer doppelbrechenden Lamina in die andere fort, wobei sie beim Übergang innerhalb der nicht doppelbrechenden Zwischenzone einen halb-

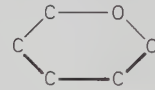
Strukturformel des Chitins: 36x ein Azetylglukosamin-Molekül:



Aufbau eines Azetylglukosamin-Moleküls:



optisch rechtsdrehende  
 $\alpha$ -Glukopyranose  
mit einem Pyranring,



der aus 5 C- und 1  
O-Atom besteht

Verknüpfung der Chitin-Kettenmoleküle durch sekundäre Hydrogenbindungen (-----):

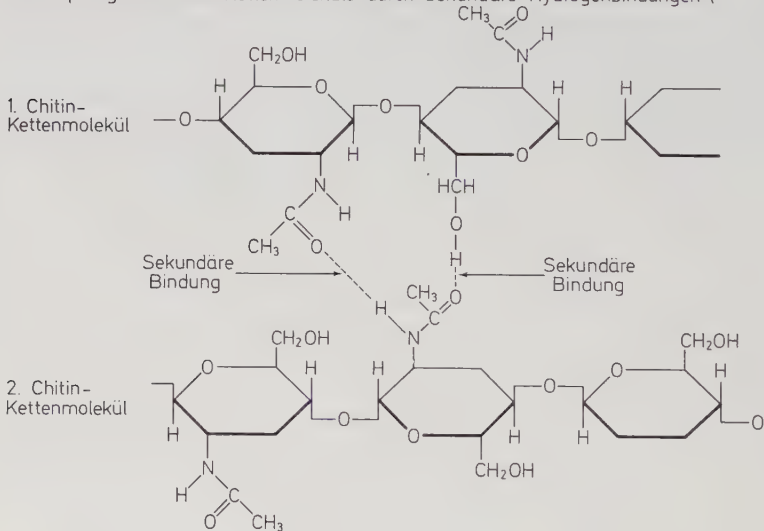


Fig. 6: Chemische Formeln des Chitins. Unten die beiden denkbaren Verknüpfungen zweier Chitinmoleküle durch Hydrogenbindungen nach DARMON & RUDALL, wobei die Bindung zwischen C = O und NH-Gruppen am wahrscheinlichsten ist.



kreis- oder parabelförmigen Bogen beschreiben. Dadurch wird in bestimmten Grenzen ein Dehnen und Zusammenschieben der Prokutikula ermöglicht, und damit – an stark beanspruchten Stellen in Verbindung mit Resilin (s. unten) – ihre Elastizität gegen Zug und Druck. Bei anderen Insekten liegen die Micellen in zur Oberfläche parallelen Schichten orientiert und bei wieder anderen können sie durch Ausdehnung oder Kompression der Kutikula in jede beliebige Richtung gebracht werden. Dieses ist z.B. in der Larvenhaut von *Calliphora* der Fall, wenn sie bei der Verpuppung zur Tönnchenbildung um 12% verdickt und dafür entsprechend verkürzt wird. Dabei werden die Micellen quer orientiert, weshalb das fertige Puppen-tönnchen beim Schlüpfen der Imago quer aufreißt.

Das reine Chitin ist eine farb-, geruch- und geschmacklose, basophile und acidophobe Substanz, die nur langsam unter schwachem Thyrosingeruch verbrennt und eine papier-ähnliche Asche hinterläßt. Sein spezifisches Gewicht beträgt 1,35. Es ist in überhitztem Wasser, in Alkohol, Äther, Chloroform und Azeton, in Kupferoxydammoniak und Ammoniak, in verdünnten Säuren und verdünnten oder konzentrierten Laugen unlöslich. Es zeigt auch in verdünnten Alkalilaugen keine Quellungserscheinungen. Es wird bei durchgreifender saurer Hydrolyse in Essigsäure und den Aminosucker (=Glukosamin) Chitosamin ( $C_6H_{12}O_5N$ ) aufgespalten. Bei Behandlung des Chitins mit heißen Alkalilaugen (durch Erhitzen mit konzentrierter Natron- oder Kalilauge im Ölbad eine Stunde lang auf 160 bis 180° C) werden die Acetylgruppen abgelöst und es entsteht das dem Chitin selbst noch sehr ähnliche, schwach basische Polysaccharid Chitosan, das sich mit Jod braun färbt. Bei Zugabe von verdünnter Schwefelsäure gibt es eine tief violette Färbung. Diese Reaktion ist der beste Nachweis für Chitin (VAN WISSELING'sche Chitinnachweisreaktion). Die Möglichkeit, Chitin durch bestimmte organische Säuren in hoher Konzentration und verschiedene Salzlösungen wie die von Lithiumthiocyanat in eine kolloidale, viskose Lösung zu überführen, wurde nach dem ersten Weltkrieg zu Versuchen benutzt, einen Spinnstoff und plastische Massen aus Chitin herzustellen. In der Natur kann Chitin durch ein Enzym, die Chitinase, aufgelöst werden. Wir finden es im Magen-Darm-Kanal von Schnecken, die Pilze und Flechten abweiden, deren Skelettsubstanz aus Chitin besteht, ferner bei verschiedenen Bodenbakterien, z.B. beim *Bacillus chitinovor*, bei verschiedenen Pilzen, die parasitisch auf Insekten leben (S.488), bei Bodenamöben, Nematoden, Regenwürmern und von anderen Insekten räuberisch lebenden Insekten (Libellen, räuberische Wanzen) aber auch omnivoren Schaben. Diese Enzyme bauen das Chitin zu Acetylglukosamin und einer Spur von Glukosamin ab. Auch in der Häutungsflüssigkeit der Insekten wurde eine Chitinase festgestellt. Vielleicht stellt das Chitin auch einen Kohlenwasserstoffspeicher und damit eine Energiequelle dar.

Wenn auch Chitin der Hauptbestandteil der Prokutikula ist, so stellt es im Durchschnitt doch nur etwa 33% ihres Trockengewichtes dar. Doch kommen auch niedrigere Werte von 25% und höhere bis fast 60% vor. Die Gesamtheit der übrigen Bestandteile der Prokutikula bezeichnet man als Inkrusten. Der Hauptbestandteil davon, etwa 25–37% des Trockengewichts der Prokutikula, ist Eiweiß. Das in heißem Wasser und verdünnten Alkohol lösliche Arthropodin verkettet wahrscheinlich die Chitinmoleküle in den Micellen miteinander oder ist sogar chemisch mit ihnen verbunden. Die Härte und Braunfärbung der Kutikula wird nicht vom reinen Chitin bedingt, sondern von seiner Imprägnierung mit einem unlöslichen, gegerbten Eiweiß, dem Sklerotin oder dessen Vorstufe, dem Prosklerotin. An besonders beanspruchten Stellen, vor allem im Flügelgelenk, im Rüssel der Schmetterlinge, in Sehnen usw. ermöglicht ein in gequollenem Zustand gummiartiges Eiweiß, das Resilin, die große Elastizität. Bei einigen Insekten kommen auch kohlenwasserstoffhaltige Proteine (Glykoproteide) vor.

Bei vielen, vielleicht bei allen Insekten hat die Kutikula einen geringen Schwefelgehalt. In einigen Fällen ist der ganze Schwefel, in anderen nur ein Teil als die Aminosäuren Cystin (oder Cystein) und Methionin vorhanden, die einen Teil der Kutikulaproteine bilden, wovon einige an Melanin gebunden sind. Sie finden sich vor allem in der Mesokutikula (siehe unten) und in der Kutikula der Apterygoten.

**Die Sklerotisierung.** – Die sklerotisierten Teile der Kutikula werden oft im Lauf mehrerer Tage vor der Häutung in weichem Zustand abgeschieden, während der Häutung gedehnt und durch einen folgenden Gerbeprozess durch phenolische Substanzen gehärtet. Dieser Prozeß konnte am besten bei der Bildung des Eikokons der Küchenschabe (*Blatta orientalis*) und des Pupariums der Schmeißfliege (*Calliphora*) studiert werden. In beiden Fällen wird aber leider keine typische Kutikula gebildet, doch sind sie geeignet, die Grundprinzipien der Gerbung verstehen zu lehren. Im Eikon der Küchenschabe liegt Sklerotin in reinem Zustand vor. Der Kokon entsteht dadurch, daß die linke Anhangsdrüse des Eilegeapparates der Schabe eine wäßrige Proteinlösung, eine Phenoloxydase und ein  $\beta$ -Glukosid der Protochatechusäure, die rechte Anhangsdrüse aber eine  $\beta$ -Glukosidase abscheidet. Wenn die Sekrete der beiden Drüsen sich mischen, wird die Protochatechusäure vom Glukosid abgespalten und durch Anwesenheit der Phenoloxydase zu einem ortho-Chinon oxydiert. Letzteres reagiert wahrscheinlich mit den freien Aminogruppen des Proteins und blockiert dadurch deren Reaktionsbereitschaft. Die nebeneinanderliegenden Polypeptidketten werden miteinander verbunden, und das Protein in ein unlösliches, hartes und dunkles Harz umgewandelt. Bei der Pupariumbildung der Schmeißfliege ändert sich der Tyrosinstoffwechsel unter Einfluß des Hormons Ecdyson (s. S. 253) kurz vor der Verpuppung so, daß das meiste Tyrosin (ein para-Oxyphenyl-alanin, das bei der Spaltung zahlreicher Eiweißstoffe neben anderen Aminosäuren auftritt) über Dopa und Dopamin zu N-Acetyldopamin umgebaut wird (Fig. 7). Während der Verpuppung wird eine inaktive (als Proenzym vorhandene) Prophenyloxydase durch ein Aktivator-Enzym aktiviert und oxydiert das N-Acetyldopamin zu ortho-Chinone, die dann die Proteine der Kutikula vernetzen und so die weiche Kutikula zu dem dunklen, harten Puparium umformen. Die meisten Versuche an gewöhnlicher Insektenkutikula berechtigen zu der Annahme, daß der Gerbungsprozeß in dem Chitin und Proteingemisch in ähnlicher Weise verläuft. Außer Polyphenoloxydasen spielen vielleicht auch noch andere Enzymsysteme (Katalasen und Polyphenolperoxydasen) bei der Sklerotisierung eine Rolle. Das gegerbte Protein verleiht in erster Linie der sklerotisierten Kutikula ihre dunkle Farbe. Dazu werden hier aber auch noch häufig aus überschüssigem Tyrosin entstandenes Pigment (Melanin) (S. 27) eingelagert.

Ähnlich wie die Sklerotinbildung erfolgt auch die Bildung von Resilin. Sie unterscheidet sich aber dadurch, daß die Brückenbildung hier ein ständiger Prozeß ist, wenn die Vorstufe in den extrazellulären Raum freigegeben wird, und die Tyrosylreste (anstatt die freien Aminosäuren) blockiert werden.

Der Vorgang der Sklerotisierung spielt sich bei jeder Häutung ab (S. 232). Er bewirkt zur Hauptsache das Ausfärben und Härten der unmittelbar nach der Häutung weißen und weichen Kutikula. Da die phenolischen Substanzen durch die Poren der Prokutikula nach außen abgegeben werden, verläuft der Gerbungsprozeß fortschreitend von außen nach innen, also so, daß die Sklerotisierung in den epidermisfernen Schichten am stärksten ausgebildet ist, während sie in die epidermisnahen Schichten bis auf einige Ausnahmen an besonders stark beanspruchten Stellen nicht eindringt. Infolgedessen lassen sich an der Prokutikula vielfach drei Schichten unterscheiden:

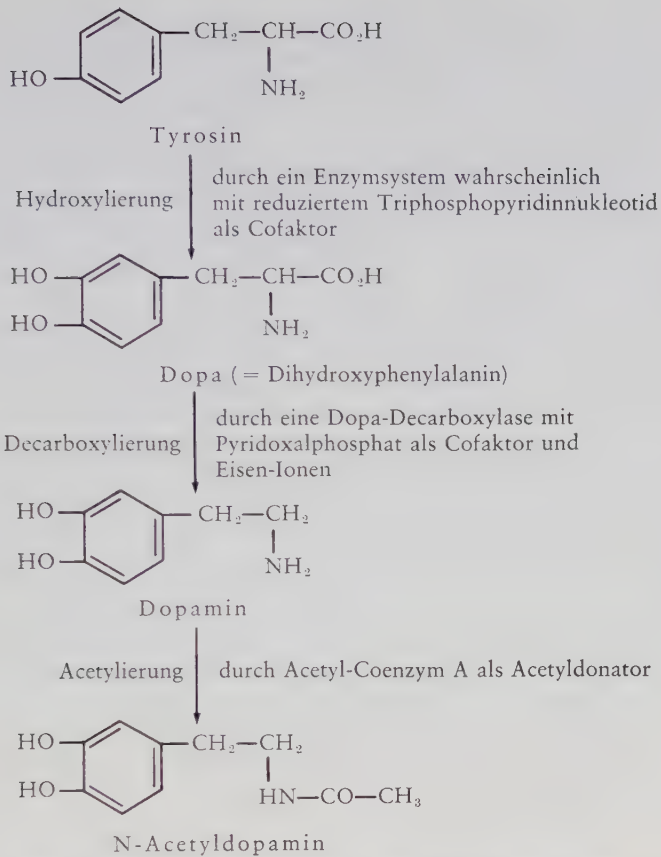


Fig. 7: Der Umbau von Tyrosin zu N-Acetyldopamin, dem Ausgangsstoff für die Gerbstoffe des Kutikulaproteine.

Die Endokutikula ist eine unter den Skleriten dünnere, in den Membranen oft sehr dicke elastische und farblose Schicht, die aus auffallenden waagrechten Lamellen besteht. Ihr Protein ist das noch nicht gegerbte Arthropodin. Sie färbt sich mit dem Azan- oder Trichromgemisch nach MALLORY blau bis grün. Sie ist in den Gelenkhäuten und besonders in den Intersegmentalhäuten des stark dehnbaren Abdomens der physogastrischen Termitenköniginnen dick (z.B. bei *Odontotermes rede-manni* 36–72  $\mu$ ) ausgebildet. Durch Übereinandergleiten der Lamellen wird ihre starke Dehnbarkeit ermöglicht.

In der Mesokutikula ist das Arthropodin in Prosklerotin umgewandelt. Hier finden sich vor allem auch Cystin und Methionin. Wahrscheinlich stabilisieren Disulphidbindungen die Proteine. Die Mesokutikula erscheint bei der genannten Färbung nach MALLORY im histologischen Bild rot. Sie ist eine Übergangsstufe, die nicht überall erhalten bleibt. Man findet sie vorwiegend beim Übergang von Sklerit in Membran dauernd erhalten. Auf den Membranen der Intersegmentalhäute der Termitenköniginnen bildet sie die Oberfläche, in den Skleriten dagegen fehlt sie ganz.

Die Exokutikula ist voll sklerotisiert: Die Chitinproteine sind in Sklerotin überführt. Sie sieht daher bernsteinfarben bis schwarz aus und ist hart und zäh. Sie ist besonders auf den Skleriten stark ausgebildet. In den Membranen ist sie wesentlich dünner, in keilförmige Abschnitte aufgelöst oder ganz fehlend.

Als eigentümliche Abwandlungen der Membran finden sich Polstermembranen an den Haftvorrichtungen der Beine (S. 63) und an anderen, zum Festhaften an der Unterlage dienenden Teilen, z. B. den ventralen Kopfpolstern vieler Mallophagen (Ischnocera). Die Membranen sind hier ungewöhnlich dick und weich, dank einer sehr lockeren Faserstruktur ihrer Endokutikula. Sie werden in der Regel durch Drüsensekrete feucht gehalten oder eingefettet.

Als weitere Inkrusten können Kalkeinlagerungen in die Kutikula angesehen werden. Solche finden sich bei Wasserinsekten, die in kalkreichem Wasser leben. Bei Waffnenfliegen (Stratiomyiden-) Larven wird Kalk in Warzenform in leichten Vertiefungen abgelagert und vollkommen mit organischen Substanzen der Kutikula vermischt. Die Fliegentönnchen enthalten vielfach Kalk, bei der Kirschfliege (*Rhagoletis cerasi*) z. B. als Kalziumkarbonatkörnchen in der Endokutikula und bei der Sellerieflye (*Philophylla heraclei*) als innere Schicht, die dem Tönnchen eine weiße Farbe verleihen. Der Kalk macht über die Hälfte des Gewichts der Kutikula aus. Außerdem werden in der Asche der Kutikula (0,5 bis 8,7% ihres Gewichtes) noch folgende Ionen festgestellt: Na', K', Mg', Ca', Fe', Si', Cl', SO<sub>4</sub>', CO<sub>3</sub>', PO<sub>4</sub>', vielleicht auch Zn', Al', Cu', B'. Mg-Kationen sind vorherrschend.

1.2.1.3.2. Die Epikutikula liegt nach außen über der Prokutikula. Sie ist chitinfrei und höchstens 3–4  $\mu$ , meistens aber nur 1  $\mu$  oder noch weniger dick. Trotzdem wird sie von mehreren Schichten gebildet, die allerdings nicht immer alle und gleich ausgebildet sind. Auf die Prokutikula folgen von innen nach außen:

Die im elektronenmikroskopischen Bild homogene und elektronendicht erscheinende dichte Schicht, die nicht immer ausgebildet ist,

die immer vorhandene Kutikulinschicht. Sie ist etwa 150 Å dick, bernstein-gelb, lichtbrechend und sehr widerstandsfähig gegen Mineralsäuren und organische Lösungsmittel. Ihre Grundsubstanz ist ein polymerisiertes Protein (Arthro-din), das in den Skleriten durch Chinone (aromatischen durch Sauerstoffeinwirkung entstandenen Kohlenwasserstoffen) zu Kutikulin gegerbt und gehärtet ist, einem dem Sklerotin ähnlichen Stoff mit einem reichlichen Lipoidzusatz. Im elektronenmikroskopischen Bild läßt sie eine Lamellierung erkennen. Es sind zwei oder drei dichtere, von weniger dichten Lagen getrennte Lamellen vorhanden. Die äußerste davon wird bei oder kurz vor der Häutung zur basalen, gut orientierten Lage der nun folgenden

Wachsschicht. Sie ist etwa 100 bis 1000 Å dick und besteht aus einer Mischung von hochmolekularen, gesättigten, geradzahligen Alkoholen von C<sub>21</sub> bis C<sub>36</sub>, geradzahligen, hochmolekularen n-Fettsäuren von C<sub>24</sub> bis C<sub>36</sub> und Paraffinen, die immer eine ungerade Zahl von 23 bis 37 C-Atomen haben. Außer durch das Verhältnis dieser Verbindungen zueinander unterscheiden sie sich auch im Ausmaß, in dem die Alkohole frei oder als Ester (Verbindungen von Säuren mit Alkoholen, die unter Wasseraustritt zustandekommen) an Fettsäuren gebunden sind. So ist z. B. das Bienenwachs ein Gemisch von Myricin [= Palmitinsäureester des Myricylalkohols CH<sub>3</sub>(CH<sub>2</sub>)<sub>11</sub>COOC<sub>30</sub>H<sub>61</sub>, entstanden aus Palmitinsäure C<sub>15</sub>H<sub>31</sub>COOH + Myricylalkohol C<sub>30</sub>H<sub>61</sub>OH unter Abspaltung von H<sub>2</sub>O] und Cerin (= freie Cerotinsäure, C<sub>25</sub>H<sub>51</sub>COOH), wozu noch kleine Mengen Melissinsäure, höhere



Alkohole und Kohlenwasserstoffe kommen. Auch die Wachse der Wachsschicht sind in ihrem Grundaufbau dem Bienenwachs ähnlich, wenn sie auch in ihrem Aussehen sehr verschieden sind. So stellt das Wachs bei *Blatta orientalis* eine weiche Schmiere dar, welche die Zementschicht durchdringt und frei an der Oberfläche liegt. Bei der Larve der Blattwespe *Nematus* und der Raupe des Weißlings *Pieris* ist es blaßgelb und ohne kristalline Struktur, dagegen beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*) und der Wanze *Rhodnius* hart, weiß und kristallin. Es wird nicht von den Epidermiszellen der Haut, sondern von Önozyten gebildet und dringt durch die Porenkanäle der Kutikula bis in die Epikutikula vor.

Die Zementschicht ist die äußerste Schicht der Haut. Sie fehlt allerdings oft oder ist nur unvollständig ausgebildet und mit der Wachsschicht vermischt. Sie ist der Kutikulinschicht ähnlich und enthält mit Phenolen gegerbte Proteine und Lipoide (Lipoproteine) oder einen schellackartigen, von Hautdrüsen ausgeschiedenen Stoff, die im späteren Imagostadium atrophieren (S. 84). Daher wird die Zementschicht auch nicht mehr erneuert.

1.2.1.3.3. Die Kutikula wird von **Porenkanälen** durchzogen, die von den Epidermiszellen ausgehen und die Prokutikula und nach Aufspaltung in mehrere verzweigte epikutikuläre Kanäle (Wachskanalfilamente) auch die beiden unteren Lagen der Epikutikula durchdringen. Die Porenkanäle verlaufen den Chitinmicellen folgend, gewunden und schließen von den Epidermiszellen entspringende zytoplasmatische Filamente (Mikrotubuli) ein. Die Zahl der Porenkanäle, die eine Epidermiszelle ausbildet, ist sehr groß und von Art zu Art verschieden, So beträgt sie z. B. bei der Made der Fleischfliege (*Sarcophaga*) 50 bis 70, bei der Amerikanischen Schabe (*Periplaneta americana*) aber im Durchschnitt 200, es treffen demnach auf 1 mm<sup>2</sup> Hautfläche 15000 bzw. gut eine Million Poren. Ihr Durchmesser wechselt mit ihrer Anzahl, so beträgt er im ersten Fall 1000 Å und im letzten nur 150 Å. Sie dienen bei der Häutung wahrscheinlich dem Transport der Gerbstoffe; in vielen Fällen bleibt ihr Inhalt plasmatisch, bei anderen wird er mit Chitinfäden verstopft, was vor allem in den sklerotisierten Schichten der Exokutikula der Fall ist. Wahrscheinlich dienen sie auch dem Wachstransport in die Wachsschicht.

1.2.1.3.4. Die **Oberfläche** der Haut ist selten ganz glatt. Sie zeigt in der Regel besondere Mikrostrukturen wie Runzeln, Grübchen, Felder, schuppige Strukturen (z. B. in der Umgebung der Stinkdrüsen der Wanzen zur Vergrößerung der Oberfläche zur Verdunstung des ausgetretenen stinkenden Sekrets, Fig. 8), Perlen, Warzen, Dörnchen, haarähnliche Bildungen (Mikrotrichia, Chaetoide, Aculei, Trichome, unechte Haare usw.). Alle diese Bildungen werden meistens nur von der Exokutikula gebildet und von der Epikutikula überzogen. Auch rein epikutikuläre Bildungen in Form feinsten Dörnchen kommen vor. Alle diese kutikularen Strukturen stehen nicht mit der Epidermis in direkter Verbindung. Im Gegensatz dazu werden die epidermalen Strukturen wie Haare und Schuppen durch besondere Epidermiszellen gebildet (S. 22).

1.2.1.3.5. Die **Eigenschaften**, die die Körperdecke der Kutikula verdankt, sind Druck- und Reißfestigkeit (Schutz gegen Verletzungen) sowie eine praktisch unbegrenzte Widerstandsfähigkeit gegen chemische Einflüsse. Durch ihre Elastizität, ihre außerordentliche Härte und Festigkeit bildet sie einen Werkstoff, dessen Leistungen noch durch keinen künstlichen erreicht wurden. Man denke nur an die langen, dünnen, elastischen und biegsamen Legebohrer der Schlupfwespen *Rhyssa* und *Ephialtes*, die mehrere Zentimeter durch hartes Holz gestochen werden können, um Holzwespenlarven mit Eiern zu belegen! Dazu kommen geringe Benetzbarkeit,

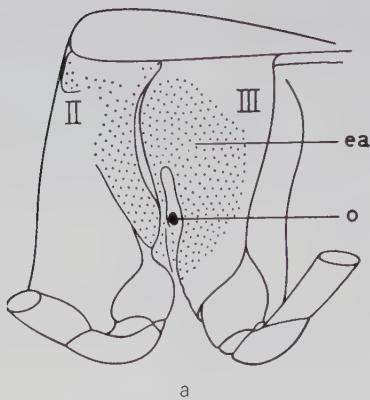


Fig. 8: Mikrostruktur der Kutikulaoberfläche in der Umgebung der Stinkdrüse der Imago der Blattwanze *Pentatoma rufipes*.

**a** Lage der Stinkdrüsenöffnung (o) zwischen Meso- (II) und Metathorax (III). ea Verdunstungszone für das Stinkdrüsensekret. **b** Mikrostruktur der Verdunstungszone mit einem Haar in fast 2000facher Vergrößerung. Aufnahme mit dem Scanning-Elektronenmikroskop. (Aus A. S. JOHANSSON & T. BRÄTEN 1970).

Undurchlässigkeit für Wasser, wenigstens in der Richtung von innen nach außen, und geringe Durchlässigkeit für Gase. Damit ist ein wirksamer Transspirationsschutz gegeben (S. 441), ohne daß mindestens an membranösen Stellen, Aufnahme von Wasser und Hautatmung unmöglich wären. Dieser Vorzug ist, zusammen mit mit dem geringen, höchstens bis 1,3 ansteigenden spezifischen Gewicht des Sklerotinchitingefüges, für Landbewohner, deren Körperoberfläche stets der Austrocknung ausgesetzt ist und deren Gewicht nicht vom Wasser mitgetragen wird, schon höchst bedeutsam. Noch wesentlich ist die außerordentliche und gerade angesichts des geringen spezifischen Gewichts besonders bemerkenswerte Druck- und Zugfestigkeit jenes Gefüges. Die Evolution der ungewöhnlichen mechanischen Leistungen des Insektenkörpers, insbesondere der Flugleistungen, ist nur durch diese einzig dastehenden Eigenschaften der kombinierten Sklerotin-Chitin-Textur möglich geworden.

### 1.2.2. Anhangsgebilde der Körperdecke,

die von den Epidermiszellen gebildet werden:

**1.2.2.1. Haare und Schuppen.** Die echten Haare (Macrotrichia, Setae, Fig. 9) sind im wesentlichen exokutikularer Abkunft, haben aber, wenigstens primär, mit der Kutikula eine bewegliche Verbindung mittels einer Gelenkmembran und häufig einen Basalring, der das Haar an der Wurzel umgibt. Ferner stehen sie mit der Epidermis durch einen Kanal in Verbindung, in dem der Hals der Bildungszelle des Haarschafts, der Schaftzelle oder trichogenen Zelle (Fig. 5, trZ) und mindestens noch eine weitere Zelle gelegen ist, die Membranzelle oder tormogene Zelle (MZ) die die Gelenkhaut, und, ganz oder z. T., den Basalring bildet. Außer-

Fig. 9: Verschiedene Haarformen. (a-d Haare mit Fortsätzen).

a schraubig gedrehtes Hy-menopterenhaar, b Haar vom Bein der Honigbiene, c gewöhnliches Haar der Larve von *Anthrenus fasciatus* (Col., Dermestidae), d Pfeilhaar derselben Larve, e spatelförmiges Haar vom Praetarsus eines Copeognathen, f geknöpftes Haar vom Fuß einer Coccinellide (Col.), g Hakenhaar und zwei ganz kurze Borsten vom Hinterflügel der Honigbiene, h starre Borsten auf einem Dorn der Raupe von *Aglais urticae* (Lep., Nymphalidae). (a nach FRIESE, sonst Originale).



dem können weitere Bildungszellen des Basalrings (BRZ) im Kanal liegen. Dazu kommen bei den zahlreichen echten Haaren, die als Sensillen ausgebildet sind, noch intra- oder subepidermal gelegene Sinneszellen in Ein- oder Mehrzahl (s. S. 106 u. 110).

Von der ursprünglichen Form des Haars, dem mäßig dicken, meist leicht gebogenen, zugespitzten Fortsatz, gibt es alle Übergänge einerseits zu stark verdickten, dickwandigen, oft verkürzten und geraden Borsten, Zapfen und Spornen (letztere an den Beinen), andererseits zu Sonderformen verschiedenster Art, wie sie Fig. 9 an einigen Beispielen zeigt. Abgeplattete Haare mit sehr dünner, fein ausgestalteter Wand und einem fest in den Schuppenbalg, einem Homologen von Gelenkhaut + Basalring, eingekeilten Stiel sind die Schuppen, die vor allem bei Lepidopteren, aber auch bei Collembolen und Thysanuren, bei manchen Copeognathen, Coleopteren und Dipteren vorkommen.

Die Schuppen (Fig. 10) sind abgeplattete echte Haare, im fertigen Zustand hohl, luftgefüllt (Entwicklung s. S. 233, Fig. 138, 139) und unbeweglich in einen Basalring, den Schuppenbalg oder Haltering (HR) so eingekeilt, daß sie, flach liegend, sich gegenseitig dachziegelähnlich decken. Ihre Umrißform wechselt von fast kreisscheibenförmigen bis zu sehr langgestreckt haarförmigen Gebilden, die am Rumpf vorwiegen, der Stiel ist entweder zylindrisch und verbreitert sich allmählich zur Schuppenfläche (Fig. 10 c), oder er ist kolbenförmig angeschwollen, und die Schuppenfläche bildet dann an seinen Seiten eine Ausbuchtung: Sinusschuppe der Tagfalter (Fig. 10 b). Bei diesen stehen die Schuppen in sehr regelmäßigen, doppelten Querreihen alternierend, bei primitiveren Formen, z. B. den Pyraloidea und Tineoidea, kann man drei Schichten von weniger regelmäßig stehenden Schuppen unterscheiden, die schwachpigmentierten, breiten Tiefenschuppen, die sie überlagernden, schmalere, pigmentierten Mittel- und die beide bedeckenden, gleichfalls pigmentierten Deckschuppen (Fig. 10 a).

Die Tiefenschuppen zeigen den Grundtyp des Schuppenfeinbaues (Fig. 10 d): Die gleichmäßig dünne Unterseitenlamelle (US) wird durch zahlreiche teilweise verzweigte Trabekel (Tr) mit der Oberseitenlamelle verbunden, die in regelmäßigen Abständen zu überstehenden parallelen Längsrippen (R) verdickt, dazwischen leicht eingebogen, durch



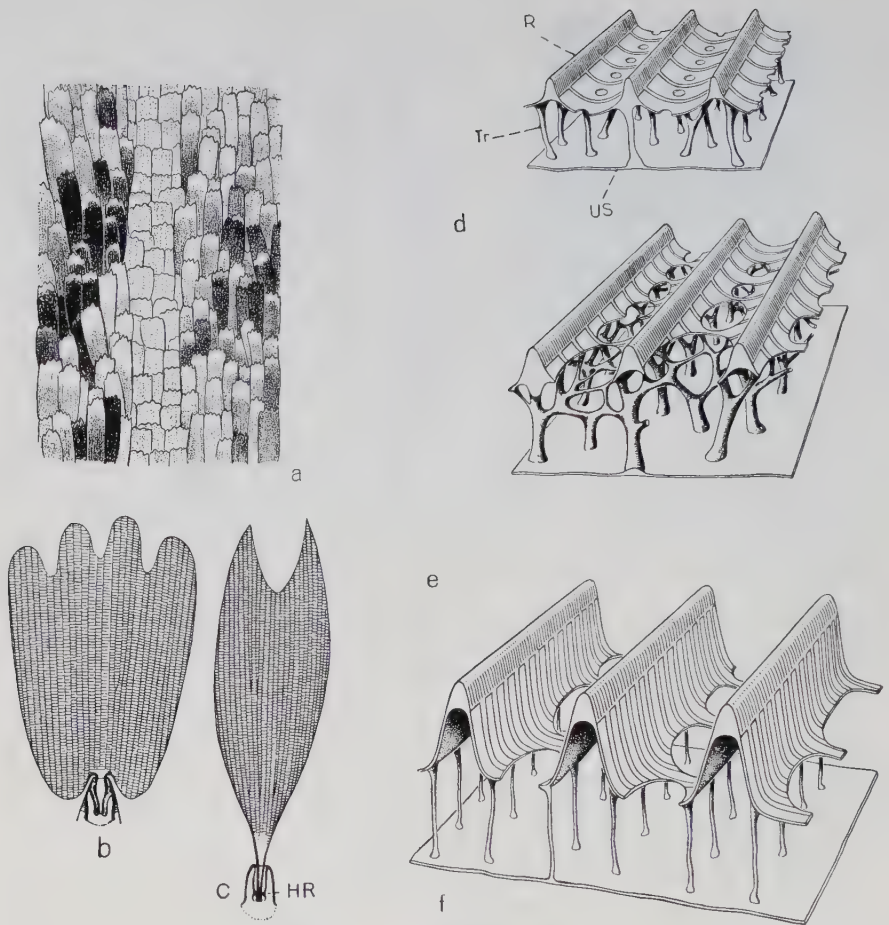


Fig. 10: Schuppenbau und -anordnung bei Schmetterlingen.

a *Ephestia kuehniella*, Blick auf die Flügeloberseite, die Anordnung der Schuppen zeigend, rechts die Deckschuppen, in der Mitte auch die Mittelschuppen abgetupft, wodurch die Tiefenschuppen zu sehen sind. b Sinusschuppe eines Tagfalters, c gewöhnliche Schuppe, stärker vergrößert. d-f sehr stark vergrößerte Ausschnitte (Blockdiagramme) verschiedener Schuppentypen, s. Text. (a, d-f nach KÜHN).

dünne Querbalkchen versteift und zwischen diesen von feinen Löchern durchbohrt ist. Bei den Mittel- und Tiefenschuppen sind wenigstens im Apikaleil der Schuppe die Trabekel stärker, reicher verästelt und vielfach durch Queräste verbunden, die Oberseitenlamelle wird von größeren Löchern durchbohrt, die auch die Querbalkchen nicht verschonen, und so entsteht schließlich die Schuppe vom Gitterplattentyp, die bei den Deckschuppen die Regel bildet (Fig. 10 e). Sie wurde früher als «Leitertyp» angesprochen, da das Lichtmikroskop das Trabekelwerk als Querrippen erscheinen läßt (b, c). Die früher als Lochreihentyp bezeichnete Schuppenform (Sphingiden, Noctuiden u. a.) hat sich unter dem Elektronenmikroskop als der Wellplattentyp entpuppt, den Fig. 10f im Blockdiagramm zeigt: einfache Trabekel, die Oberseitenlamelle ist in hohe Längsfalten



gelegt, deren Kanten durch Längsrippen versteift sind, in den Tiefen der Falten ist die mit Querbalkchen ausgestattete Lamelle von großen Löchern durchbohrt, die nur schmale Stege stehen lassen. Diese der Wellpappe entsprechende Konstruktion erreicht, wie alle anderen geschilderten Einrichtungen, eine Festigung der Schuppe ohne viel Materialaufwand.

**Besondere Schuppentypen** sind die **Schillerschuppen**, die bei Tagfaltern (*Morpho* u. a.), bei Uraniiden und Zygaeniden vorkommen und mit verschiedenen gelegenen Schichten dünner Plättchen ausgestattet sind, die Interferenzfarben hervorbringen (s. S. 32). Auch **Drüsenschuppen** (einzeln zwischen den gewöhnlichen Schuppenreihen [Lycaeniden-Männchen] oder in Felder stehend, s. S. 82 ) und **Sinnesschuppen** kommen vor.

**1.2.2.2. Als Hautausstülpungen**, also unter Beteiligung sehr zahlreicher Epidermiszellen und aller Kutikularschichten, entstehen die **Dorne** (Fig. 11, Do), die verzweigt sein und Haare oder Borsten tragen können (Fig. 9h), und, wenn sie weichhäutig bleiben, als **Warzen** bezeichnet werden (viele Raupen).

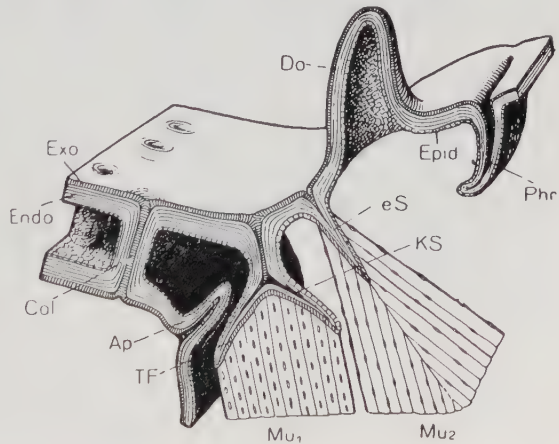
**1.2.2.3. Hauteinstülpungen** bilden das kutikulare **Innenskelett**, dienen zur Versteifung oder als Muskelansatz- und Ursprungsflächen und können sehr verschiedene Formen annehmen (Fig. 11):

Geringe Verdickungen oder Faltungen lassen **Leisten** entstehen, tiefere Faltungen **Grate** (Phragmen z. B., Phr, S. 66 ), Einstülpungen **Knöpfe** oder längere **Apophysen** (Ap). In allen Fällen können die eingefalteten oder eingestülpten Teile hohl bleiben, oder es können schon bei ihrer Bildung die beteiligten Exokutikularschichten den Hohlraum ausfüllen (Fig. 5). Im letzteren Fall ist vom Vorhandensein eines inneren Skeletteils von außen weit weniger wahrzunehmen als im ersteren, da die Epikutikula über den Sulcus, die Spur der Einstülpung, wegstreicht.

Daß verschiedene innenskelettale Teile in der Tiefe vollkommen miteinander verschmelzen können, zeigen die **Columnae**, welche die beiden kutikularen Grenzflächen der Käferelytren und andere parallel liegende Kutikularbezirke miteinander vernieten (Fig. 11, Col) und dadurch zustande kommen, daß zwei Einstülpungen einander entgegenwachsen und verschmelzen. In entsprechender Weise entsteht auch das **Tentorium** der Pterygoten aus vier Ektodermeinstülpungen (S. 54)

Fig. 11: Kutikularbildungen, an deren Ausbildung viele Epidermiszellen beteiligt sind, Schema.

Ap = Apophyse, Col = Columna, Do = Dorn, Endo = Endokutikula, Epid = Epidermis, eS = einfache (Innen-) Sehne, Exo = Exokutikula, KS = Kappensehne, Phr = hohles Phragma (Falte) TF = Tonofibrillen. Der linke Muskel ( $Mu_1$ ) ist parallel-faserig, der andere ( $Mu_2$ ) fiederförmig. Anordnung der Kerne verschieden.



### 1.2.3. Die Körperdecke als Trägerin der Färbung

Seine Färbung verdankt der Insektenkörper in erster Linie der Haut. Bleibt diese durchsichtig genug, so können durchscheinende gefärbte innere Organe, Blut, Fettkörper, Darminhalt usw. zum Färbungsbild beitragen bzw. die Hautfärbung modifizieren. Auch besondere, epithelartige subepidermale Zellagen unbekannter Herkunft können als Farbträger fungieren (z.B. Pigmentgewebe der Odonaten, die roten «Chromatophoren» der tubuliferen Thysanopteren und die schwarzen «Melanophoren» der *Chaoborus*- (= *Corethra*-)Larve). Das Farbmuster, die Zeichnung (Näheres s. S. 32–40, 511), entsteht durch das Zusammentreten mehr oder weniger verschiedenartiger Farbphänomene, unter denen man nach der Art ihres Zustandekommens zwei Hauptgruppen unterscheiden kann:

1.2.3.1. Die **Pigmentfarben** beruhen auf dem Vorhandensein von Farbstoffen (Pigmenten), die Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge absorbieren und nicht absorbiertes Licht grundsätzlich gleich erscheinen lassen, ob es durchfällt oder reflektiert wird. Zeitpunkt, Menge, Ort und Umfang ihrer Ablagerung sind bei den einzelnen Pigmenten verschieden und in ungleichem Grad von Außenfaktoren abhängig (Näheres s. S. 434, 443, 469, 511).

1.2.3.1.1. **Kutikularpigmente** sind die Melanine, gelblichbraune bis schwarze, schwerlösliche und beständige Stoffe, die in Körnchenform oder feiner verteilt

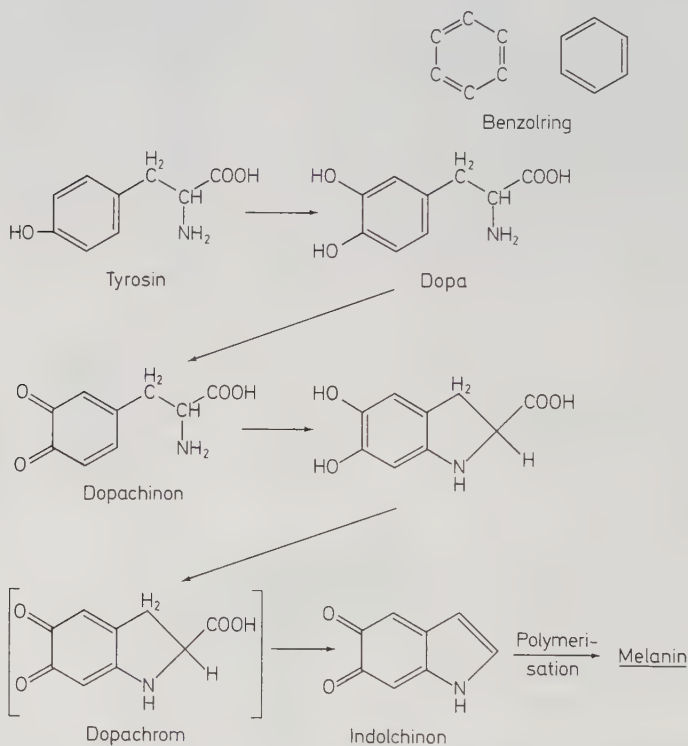


Fig. 12: Melaninbildung aus Tyrosin unter Einwirkung von Phenoloxydase.

(dilut) in der Exokutikula abgelagert werden können. Als Farbvorstufe (Chromogen) tritt wie als Ausgangsstoff für die Sklerotisierungssubstanz (s. S. 18) Tyrosin auf, die durch Oxydation in Gegenwart eines einzigen Enzyms, der Phenoloxydase (= Tyrosinase), als Katalysator über Dopa (Dihydroxyphenylalanin) in Melanin übergeführt werden kann. Der nötige Sauerstoff tritt durch das Tracheensystem, die Phenoloxydase auf dem Blutweg hinzu. Die Reaktionen verlaufen im wesentlichen nach dem in Fig. 12 dargestellten Schema. Die Melaninbildung wird in manchen Fällen als Mechanismus zur Ausscheidung toxischer Stoffwechselabbauprodukte (Phenole) angesehen. Das Ausmaß der Melanisierung ist quantitativ abhängig vom Stoffwechsel und damit auch von Außenfaktoren (S. 259).

In vielen Fällen – besonders bei Schmetterlingen, aber auch anderen Insekten – beobachtet man verstärkte Melaninbildung. Man spricht von Nigrismus (Fig. 13a'), wenn die vorhandenen dunklen Zeichnungselemente verbreitert werden, von Abundismus (Fig. 13b'), wenn neue, dunkle Zeichnungselemente zu den vorhandenen dazukommen, von Melanismus (Fig. 13c'), wenn die ganze Grundfärbung eines Tieres gleichmäßig verdunkelt wird, wobei je nach dem Grad der Verdunklung die dunklen Zeichnungselemente immer mehr in der Grundfarbe verschwinden, und von Skotasmus, wenn schließlich das ganze Tier gleichmäßig schwarz ist. Nigrismus und Abundismus sind meistens nur durch Umwelteinflüsse entstandene Modifikationen. Sie treten vor allem dann auf, wenn die Entwicklungsgeschwindigkeit stärker verzögert wird als die Melaninbildung. Der eigentliche Melanismus ist dagegen erbbedingt. Ist er rezessiv, so findet er sich nur selten. Wo er dominant geworden ist, hat er die helle Stammform oft in kurzer Zeit fast vollständig verdrängt. Nigrismus, Abundismus und Melanismus können auch an einem Individuum zusammen auftreten.

Seltener kommt es vor, daß die Chromogene fehlen oder die Enzyme unvollständig sind, weshalb die Melaninbildung unterbleibt. Man spricht dann im ersten Fall von Albinismus (Fig. 14b), im zweiten von Leukismus. Auch diese beiden



Fig. 13: Beispiele verschieden starker Melaninbildung bei der gleichen Schmetterlingsart. a Nigrismus: Spanner *Lomaspilis marginata*. b Abundismus: Trägspinner *Euproctis chrysorrhoea*. c Melanismus: Augenspinner *Aglia tau*. a-c normal gefärbte, a'-c' verdunkelte Tiere. (Fotos: H. HINNERS, Hamburg).



Fig. 14: Beispiel für Albinismus.

a die braun gefärbte Wildform des chinesischen Seidenspinners, *Bombyx mori mandarina*, b die domestizierte, albinistische Form *Bombyx mori mori*. (Fotos: H. HINNERS, Hamburg).

Färbungsabweichungen können erblich oder modifikatorisch sein. Die Insekten sind heller als normal, und zwar entweder in ihrer ganzen Körperfärbung (totaler Albinismus) oder nur in Teilen ihres Zeichnungsmusters (partieller Albinismus). Wenn sich die Melanine infolge Enzymmangels nicht voll entwickeln können, sondern auf der roten Vorstufe stehenbleiben, kommt es zu Rotfärbung oder Rufinismus.

**1.2.3.1.2. Epidermis- oder subepidermale Pigmente** sind Ommochrome, Pterine und Gallenfarbstoffe.

a) Die Ommochrome entstehen durch den Abbau der in höherer Konzentration für den Organismus giftigen Aminosäure Tryptophan über Kynurenin und 3-Hydroxykynurenin. Sie haben eine tiefviolettbraune bzw. (je nach Oxydationsstufe) gelblich- bis tiefrotbraune Farbe. Vorwiegend in den akzessorischen Augenpigmenten (s. S. 120), aber auch in der Epidermis fast aller untersuchten Insekten finden sich die Ommatine Xanthommatin und Rhodommatin (Ommatin C und D), während die weniger häufigen Ommine eine Mischung verschiedener schwefelhaltiger Pigmente darstellen und komplizierter gebaute Moleküle besitzen. Weitere Ommochrome sind das Ommidin, ein rotbraunes Pigment neben dem Xanthommatin im Auge der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*, und das aus zwei Komponenten zusammengesetzte Insektorubin, ein wahrscheinlich auf Orthopteren beschränktes rotes Epidermispigment.

b) Die Pterine sind bei den Insekten weit verbreitete, weiße, gelbe oder rote Pteridinderivate. Sie wurden zuerst im Lumen der Schmetterlingsschuppen entdeckt, können sich aber auch oft in den Epidermiszellen und in allen Körpergeweben der Insekten befinden. In den Flügelschuppen sind sie «Abfallprodukte des Stoffwechsels mit ornamentaler Funktion». Die wichtigsten von ihnen sind Pterin (weiß), Pteridin (hellgelb), Xanthopterin (gelb), Erythropterin (rot), Chrysopterin (gelb), Isoxanthopterin (farblos), Leucopterin (weiß), Biopterin (hellgelb), Drosophilin (rot) und Sepiapterin (sepia). Ihre Biosynthese ist noch problematisch. Wahrscheinlich können sie die Insekten wie andere Tiere auch aus dem Stoffwechselendprodukt Guanin aufbauen (s. S. 164). Während die Melanine in der Kutikula dort abgelagert werden, wo der Stoffwechsel der darunterliegenden Gewebe sehr rege ist, also z.B. über den Muskelsansatzstellen, dem Fettkörper und den Pericardzellen, nehmen manche



Pterine (z.B. Xanthopterin) die Regionen der Epidermiszellen ein, worunter der Stoffwechsel gering ist, so in den Spitzen der Beine oder am Wespenabdomen in den Falten über den Intersegmentalmembranen und über den großen Luftsäcken. So spiegelt die Zeichnung des Wespenabdomens die Intensität des Stoffwechsels der darunterliegenden Zellpartien wider. Dazu kommen noch komplexere Pterine wie die Folsäure, die außer den substituierten Pteridinring noch die p-Aminobenzoesäure und Glutaminsäure im Molekül enthält. Sie muß von den Insekten mit der Nahrung aufgenommen werden. Biopterin und Neopterin dagegen werden in vielen Organen der Insekten synthetisiert und hauptsächlich in Geweben mit hoher Stoffwechselaktivität abgelagert: in Augen, Flügeln, Beinen, Muskeln, Ovarien und – überraschenderweise – auch in der Kutikula der Imago in der Zeit der Sklerotisierung und Ausfärbung. Die Pterine sind im Insektenkörper weit verbreitet und haben noch andere Aufgaben als die Färbung der Kutikula.

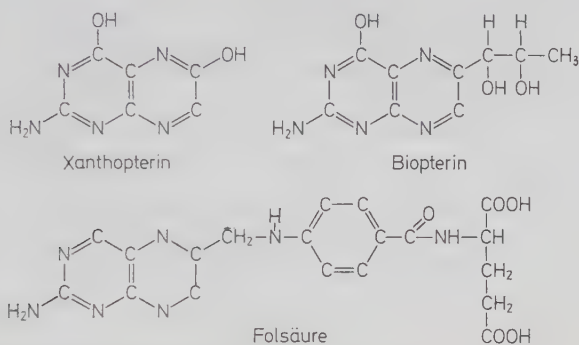


Fig. 15: Strukturformeln verschiedener Pterine.

c) Die Gallenfarbstoffe der Insekten sind Porphyrine (zyklische Tetrapyrrole) und Bilirubinoide (echte Gallenpigmente = lineare Tetrapyrrole). Erstere sind selten. Echtes Haemoglobin befindet sich im Blut von Chironomidenlarven als Atmungsfarbstoff. Seine Menge hängt von der Anwesenheit von Eisen und Sauerstoff des Wassers ab, in dem die Larven leben. Es gibt später den Imagines ihre grüne Farbe. Auch der grüne Schimmer der Vogellausfliegen rührt vom Blut der Vögel her, das sie als Nahrung gesaugt haben. Weiter verbreitet sind die Bilirubinoide, in der Regel grüne oder blaue Verbindungen. Dazu gehört z.B. die grüne Farbe von *Tettigonia viridissima*, *Mantis religiosa* und *Locusta migratoria*, die chromatographisch vier Gallenfarbstoffe enthält. Nach Untersuchungen an der Stabheuschrecke *Carausius morosus* soll aber der grüne Farbstoff der Insekten, der auch als Insektoverdin bezeichnet wird, eine Mischung aus einem blauen Gallenfarbstoff und gelben Carotinoiden darstellen. Auch bei Neuropteren und Lepidopteren sind die echten Gallenpigmente weit verbreitet. Verschiedene Oxydationsprodukte ergeben vielleicht eine rotbraune bis gelbe Farbe.

d) Andere Epidermisfarbstoffe werden von den Insekten mit der Pflanzennahrung aufgenommen, so vielfach Carotine, die vom tierischen Körper absorbiert und in den Flügeldecken von Käfern und den Schuppen von Schmetterlingen abgelagert werden. Lycopin in den Flügeldecken des Marienkäferchens ist identisch mit dem Farbstoff der Tomatenfrucht. Xanthophyll, das Dioxyderivat des optisch aktiven

$\alpha$ -Carotins, ist in der Epidermis von Kohlweißlingsraupen und Heuschrecken vorhanden, zusammengesetzt mit  $\alpha$ - und  $\beta$ -Carotin. Ketocarotenoide, die bei manchen Insekten vorkommen, sind das Canthaxanthin in den Flügeldecken des Kartoffelkäfers und in der braunen Form des Schwalbenschwanzes *Papilio xuthus*, während die grüne Form des letzteren  $\beta$ -Carotin und Lutein enthält, wobei das Canthaxanthin vom  $\beta$ -Carotin abgeleitet wird und wahrscheinlich das Lutein oxydiert. Weitere Derivate von Pflanzenfarbstoffen, die mit der Nahrung aufgenommen werden, sind Chlorophyllabbauprodukte, die z.B. das rote Pigment der Epidermis der Lederwanze *Anasa tristis* und der roten Flügelschuppen von *Vanessa* bilden, und Anthoxantine (elfenbeinfarbige bis tief gelbe Blütenfarbstoffe), die das weißliche Flügelpigment des Schachbrettfalters *Agapetes galathea* ergeben.

**1.2.3.1.3. Sekretfarben.** Manche Insekten erhalten ihre Farbe oft durch Auflagerung von weißen, puderartigen, körnigen oder fädigen Sekreten aus Wachs (Aleyrodina und andere Homoptera, *Libellula*-Männchen) oder ähnliche Substanzen (Flügeldecken der *Cetonia*-Arten und vieler Wüstentenebrionidae, s. Fig. 242), die von besonderen Drüsen ausgeschieden (s. S. 85) und oft von den Insekten mit den Beinen über den ganzen Körper verteilt werden (z.B. Aleyrodina, Coniopterygidae).

**1.2.3.2. Die Strukturfarben** beruhen auf farbenerzeugenden Hautstrukturen und können mit wechselnden physikalischen Bedingungen verschieden ausfallen. Hierher gehören die Prachtfarben, die das Farbkleid vieler Schmetterlinge, Käfer, mancher Wanzen usw. bestimmen.

**1.2.3.2.1. Interferenzfarben.** Auf Grund von Interferenzerscheinungen an einem oder mehreren kutikularen durchsichtigen «dünnen Blättchen» entstehen die Regenbogenfarben an vielen Insektenflügeln, die leuchtend grünen und blauen Flügelfarben vieler Schmetterlinge (tropische Papilionidae), die Schillerfarben von Nymphalidae, Morphidae, Uraniidae, Zygaenidae u.a. sowie der Diamantkäfer (*Entimus*) und anderer Curculionidae, die durch Schillerschuppen verschiedener Bauart hervorgerufen werden, die Metallfarben der Chalcidoidea, Chrysidae, vieler Coleopteren und gewisser Pentatomidae (*Calliphara*) und die Farbringe auf den Tympana der Singzikadenmännchen.

Die physikalischen Voraussetzungen für diese Erscheinungen sind folgende. Es ist eine bekannte Erfahrungstatsache, daß jeder durchsichtige Stoff in reflektiertem Tageslicht farbig erscheint, wenn er eine genügend dünne Schicht bildet (Ölschicht auf einer Wasseroberfläche, Seifenblase). Man nennt diese Farben «Farben dünner Blättchen». Sie entstehen durch Interferenz. Ein einfarbiger, homogener Lichtstrahl (Fig. 16 a, A), der ein durchsichtiges sehr dünnes Blättchen mit parallelen Grenzflächen trifft, wird nur zum Teil entsprechend seines Einfallswinkels ( $\alpha$ ) reflektiert. Zum Teil dringt er in das Blättchen ein und wird gebrochen (Brechungswinkel  $\beta$ ). Dann wird er von der unteren Grenzfläche reflektiert (Einfallswinkel  $\gamma$ ) und beim Austritt aus der oberen Grenzfläche wieder gebrochen. Es entsteht so ein zweiter zum ersten reflektierten Strahl ( $A_1$ ) paralleler Strahl ( $A_2$ ). Treffen beide Strahlen ein für parallele Strahlen, also auf Unendlich akkommodiertes Auge, so sieht dieses das Blättchen in einer Helligkeit, die den Wellensystemen der beiden Strahlen entspricht. Es gibt zwei Extreme. Entweder haben die Wellen der Strahlen  $A_1$  und  $A_2$  beim Austreten aus dem Blättchen dieselbe Phase, so überlagern sie sich und ihre Wirkung ist doppelt so groß wie die einer Welle, d.h. das Blättchen leuchtet besonders hell, oder die Wellen der beiden Strahlen haben genau die entgegengesetzte Phase, d.h. ihre Schwingungen heben einander auf, und das Blättchen erscheint jetzt dunkel. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es alle Übergänge von Helligkeitsgraden. Welche Helligkeit dem Auge erscheint, hängt ab von der Länge des Weges, den der gebrochene Strahl zurücklegen muß. Sie wird bestimmt von der Dicke des Blättchens

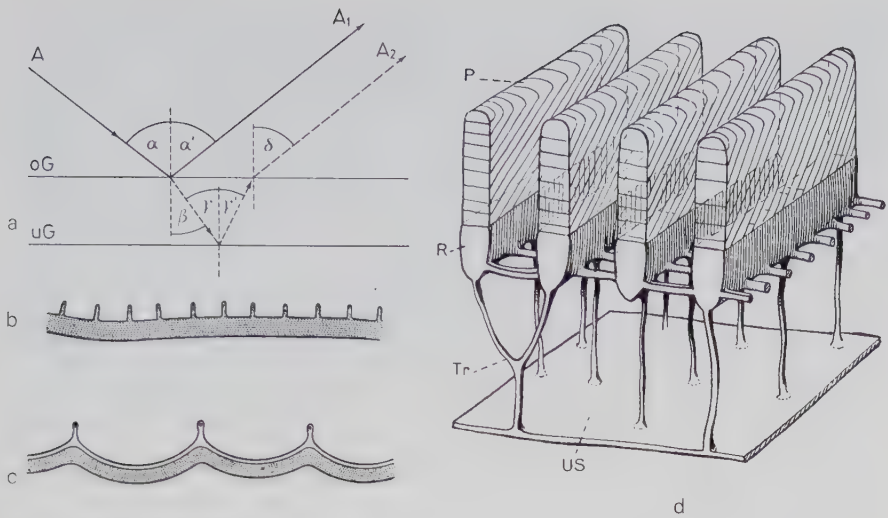


Fig. 16: Interferenzfarben.

a Schema zur Veranschaulichung der Entstehung von Interferenz. A einfarbiger Strahl,  $A_1$  der von der oberen Grenzfläche (o. G.) und  $A_2$  der von der unteren Grenzfläche (u. G.) eines sehr dünnen Blättchens nach der Brechung reflektierte Strahl.  $\alpha$  = Einfallswinkel =  $\alpha'$  (Reflexionswinkel) =  $\delta$ ,  $\beta$  = Brechungswinkel,  $\gamma$  = Einfallswinkel =  $\gamma'$  (Reflexionswinkel des gebrochenen Strahls). Erklärung im Text. – b und c Querschnitte durch Schillerschuppen vom Uraniatyp, b von *Urania croesus*, c von *Papilio peranthus*. Schraffiert die aus dünnen Blättchen aufgebaute lamellöse Schicht. – d Rekonstruktion eines Stückes aus einer Schillerschuppe vom Morphotyp, schematisiert. Vorn ist eine Querschnittebene, P senkrechte Platten mit schief gestellten Lamellen, R = Längsrippen, Tr = Trabekel, US = Unterseitenlamelle. (b–d nach SÜFFERT aus WEBER 1933).

und von dem Einfallswinkel. Wenn man durch Hin- und Herdrehen des Blättchens letzteren verändert, so verändert man auch den Weg des von der unteren Grenzfläche reflektierten Strahles ( $A_2$ ), wodurch sich die Phasensysteme der Strahlen  $A_1$  und  $A_2$  gegeneinander verschieben und das Blättchen entsprechend hell oder dunkel erscheint. – Fällt anstatt des einfarbigen Lichtstrahls ein weißer Lichtstrahl (also Tageslicht), der aus Wellen verschiedener Längen zusammengesetzt ist, auf das Blättchen, so wird immer eine Welle des Strahles  $A_2$  dieselbe Phase wie die entsprechende Welle im Strahl  $A_1$  haben und dadurch eine Farbkomponente auslöschen. Dadurch sind nicht mehr alle Farbkomponenten, die für das Zustandekommen des weißen Lichtes nötig sind, vorhanden, weshalb das Blättchen nicht mehr weiß erscheint, sondern in einer Farbe. Bewegt man nun ein solches Blättchen hin und her, so wird dadurch der Weg der Lichtstrahlen geändert und es werden immer wieder andere Farben gelöscht, d. h. das Blättchen hat immer wieder andere Farben. Ist das Blättchen nicht parallelwandig, so erscheint es gleichzeitig in verschiedenen Farben.

Nach diesem Prinzip werden die Metall- und Schillerfarben der Insekten gebildet. Das dünne Blättchen wird bei ihnen durch die dünne durchsichtige Epikutikula gebildet, gelegentlich vielleicht auch durch die Exokutikula. Gewöhnlich sind mehrere solche Blättchen an der Bildung der Strukturfarben beteiligt. So besteht z. B. die oberflächliche Schicht der Kutikula der stark metallisch glänzenden Goldwespen (Chrysididae) aus kleinen senkrechten Säulchen, von denen jedes aus übereinanderliegenden Lamellen aufgebaut ist. Bei der grün schillernden Fliege *Lucilia* bewirkt Austrocknen bei 100° C einen Farb-



wechsel von metallisch Grün zu Dunkelblau. Man erklärt dieses damit, daß der Abstand dünner Blättchen durch das Austrocknen verändert wird. Bei den metallisch grün schillernden Buprestiden soll der Metallglanz dadurch zustandekommen, daß die Wachs-schicht feine Körnchen enthält, die Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge sowohl absorbieren, als auch reflektieren. Wenn die Reflektion wegfällt, also im durchscheinenden Licht, erscheinen die Flügeldecken rot.

Die durchsichtigen Flügel vieler Insekten zeigen einen durch Interferenz hervorgerufenen irisierenden Glanz, so z. B. die Flügel von Florfliegen, Libellen, Dipteren und Hymenopteren. Er kommt dadurch zustande, daß die zwischen den Adern ausgespannte Flügelfläche aus zwei sehr dünnen parallelwandigen Lamellen besteht (s. S. 66). Auf demselben Prinzip besteht auch das Zustandekommen der Schillerfarben der Flügel vieler Schmetterlinge, nur wirkt hier nicht die Flügelfläche als dünnes Blättchen, sondern jede einzelne, sie besetzende Flügelschuppe. Ihrem Bau nach kann man zwei Typen von Schillerschuppen unterscheiden. Beim *Uraniatyp* (Fig. 16b und c) ist die untere Lamelle der Schuppe stark verdickt und besteht aus 4–7 dünnen übereinanderliegenden Lamellen (Uraniidae, Zygaenidae, Papilionidae, Lycaenidae), während beim *Morphotyp* die Längsleisten der Schuppenoberfläche aus schräg gestellten Lamellen (Fig. 16d) aufgebaut sind (Morphidae, *Apatura*, *Chlorippe*). Wenn die Strukturfarben mit Pigmentfarben hinterlegt sind, gewinnen sie bedeutend an Leuchtkraft und es entsteht Gold- oder Messingglanz wie dieses bei den Goldeulen (*Plusia*) der Fall ist. Bei den Bläulingen sind vielfach zwei verschiedene Schuppen vorhanden: einfache Pigmentschuppen als Grundschruppen und darüber Schillerschuppen als Deckschuppen. Beim Dukatenfalten (*Heodes virgaureae*) kommt die satte rotgoldne Färbung der Flügeloberseite durch Zusammenwirken der Schillerschuppen mit der gelben Färbung der Flügelmembran zustande. Pigmentlose Schuppen mit einer ganz homogenen oberen Lamelle ermöglichen eine totale Reflexion des Lichtes und verleihen der Unterseite von *Argynnis*-Arten ihren Silberglanz.

Bei den Diamantkäfern (Curculionidae: *Entimus* und verwandte Gattungen) kommen Schillerschuppen vor, die durch schräggestellte Lamellen ausgefüllt sind, deren Neigungswinkel in scharf abgegrenzten Zonen verschieden ist. Es entstehend so den Zonen entsprechende Flecken verschiedener Farben. Einen besonderen Fall bildet der Goldglanz der mit Bananen gelegentlich eingeschleppten Schildkäfer *Aspidomorpha*. Während die Strukturfarben in der Regel durch den Tod des Insekts nichts an Schönheit einbüßen, verlieren diese Käfer ihren Goldglanz bald nach ihrem Tod, wenn sie trocken werden. In einer Flüssigkeit behalten sie ihn bei. Der Grund liegt wohl darin, daß der Goldglanz durch eine in die Epikutikula eingeschlossene Flüssigkeitsschicht zustande kommt.

**1.2.3.2.2. Farbe trüber Medien.** Blaue Farbe kann auch auf Grund eines Beugungsphänomens durch Hinterlagerung eines trüben Mediums mit einer dunklen Schicht erzeugt werden. Unter den Odonaten z. B. führen die Agrionidae und Aeschnidae einen «Trübkörper» in der Epidermis, die von einem ommatinhaltigen Pigmentgewebe unterlagert ist. In der Regel erscheint die Farbe trüber Medien matt; die Aeschnidae bilden ein Beispiel dafür, daß trotzdem, durch einen glänzenden Kutikularüberzug, emailartiger Glanz erzielt werden kann. Außerdem zeigt sich hier die Möglichkeit einer Mischung von Pigment- und Strukturfarben: weiße, gelbe und rötliche Pigmente können, dem Trübkörper beigemischt, hellblaue, grüne und violette Töne hervorrufen.

**1.2.3.3. Färbung und Zeichnung.** Die Färbung der Insekten kann einheitlich sein, wie z. B. bei den meisten Schaben, Stein- und Schlammfliegen (düster) oder vielen Laubheuschrecken (grün) und wahrscheinlich auch bei den ursprünglichsten Insekten. Sie kann aber auch durch ein **Zeichnungsmuster**, dem örtlich begrenzten Auftreten von Kutikularpigmenten auf einem durch epidermale oder subepidermale Pigmente gebildeten andersartigen Farbgrund (Fig. 17) bunt sein. Bei den Odonaten kann ein Zeichnungsmuster auch durch die Kombi-



nation eines kutikularen und eines epidemalen Musters auf einem subepidermalen Farbgrund zustandekommen. Die mannigfaltigen Zeichnungsmuster der Schmetterlinge entstehen besonders auf den Flügeln durch verschiedene morphologische Ausgestaltung, Pigmentierung und oft auch farbenerzeugenden Strukturen (S. 30) ihrer Schuppen. Dabei besteht zwischen durch Pigmentierung der Flügelfläche selbst und den durch farbige Schuppen gebildeten Muster kein grundsätzlicher Unterschied. Dieses gilt sinngemäß auch für Zeichnungsmuster, die durch die Behaarung (z.B. bei Hummeln) entstehen.

Bestimmte Musterformen treten bei den Insekten immer wieder auf. Es sind dieses Längsstreifung, Querbinden, Fleckenmuster, Rieselmuster und besonders auf Flügeln mit einem hellen oder dunklen Kern versehene Augenmuster. Durch Kombinationen dieser Formen können die ursprünglichen Musterelemente verdeckt werden. Dazu kommt noch, daß die Intensität der Grundfarbe und der Zeichnung sowie die Ausdehnung der letzteren durch Erb- und Umweltfaktoren geändert werden können.

Die Analyse von Färbung und Zeichnung ist für die Taxonomie und das Verständnis von Evolutionsvorgängen von großem Wert, gibt aber auch interessante Einblicke in die Entwicklungsphysiologie und bildet die Grundlage für viele Erkenntnisse der Genetik. Schließlich gehört die Frage nach der Bedeutung von Färbung und Zeichnung für das Leben der Insekten zu den interessantesten und viel diskutierten Problemen der Biologie.

Durch die verschiedene Ausbildung der Intensität von Färbung und Zeichnung kann bei manchen Arten eine sehr starke Variabilität der Zeichnung herbeigeführt werden.

Bei der in Mitteleuropa überall häufigen Schaumzikade, *Philaenus spumarius*, deren Larven den sogenannten Kuckucksspeichel auf krautartigen Pflanzen erzeugen, kommt eine so starke individuelle Zeichnungsvariabilität vor, daß eine Anzahl einzelner Varianten als besondere Arten oder Unterarten beschrieben wurden. Versucht man die Zeichnungsformen zu ordnen und zu analysieren, so kann man feststellen, daß sie sich in der Hauptsache auf zwei Zeichnungsreihen zurückführen lassen (Fig. 17): eine Querbinden- und eine Längsbindenzeichnung, die in verschieden starker Ausprägung auftreten können. Man kann die zu jeder Reihe gehörenden Muster in einer Linie anordnen, die von



Fig. 17: Die beiden Hauptzeichnungen von *Philaenus spumarius*.  
Oben die fasciata-, unten die vittata-Reihe. (Nach W. WAGNER 1955).

dem einen Extrem (z. B. ganz schwarz) bis zu dem anderen Extrem (ganz hell) über verschiedene Zwischenformen gleitend hinführt. Eine solche gerichtete Variabilität bezeichnet man nach VOIGT als Eumonie (Wohlgerichtetheit). Die Eumonie ist einem Geleise vergleichbar, in dem sich die Variabilität bewegt. Die Stellung des Individuums in dieser Reihe ist von Erbanlagen und Umweltbedingungen abhängig. Es ist ein erblich festgelegtes Ausbreitungsmuster vorhanden, das man mit einer Gießform vergleichen kann, die in ihrem Relief verschiedene Ebenen hat. Ist viel Stoff zum Eingießen vorhanden, so wird die Form ausgefüllt, auf unser Beispiel übertragen, entstehen die ganz schwarzen Tiere. Ist aber der Stoff nur in geringer Menge vorhanden, so werden nur die tiefsten Stellen der Form gefüllt und nur diese Partien treten in Erscheinung, d. h. in unserem Beispiel entstehen nur die helleren Tiere. Der Stoff, mit dem die Form ausgefüllt wird, ist das Pigment, das vom Tier produziert wird, also zum großen Teil abhängig von seinem Stoffwechsel und dadurch auch vielfach von den Umweltbedingungen bestimmt, wie experimentell an der ebenfalls eine Eumonie in ihrer Variabilität darstellenden Zeichnung des Marienkäferchens *Adalia bipunctata* nachgewiesen werden konnte (S. 434 und Fig. 245). Bei *Philaenus spumarius* haben wir zunächst zwei jedenfalls erblich fixierte eumonische Zeichnungsmuster vorliegen, die miteinander kombiniert werden können, wie in dem Schema Fig. 18 anschaulich gemacht wird. Von der Fülle der dadurch mög-

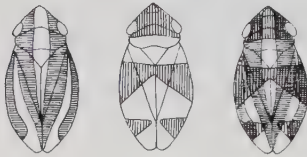


Fig. 18: Negativschema der Kombinationen der *fasciata*-mit der *vittata*-Reihe von *Philaenus spumarius*. Die Auslöschungszonen sind schraffiert. Es sind dieses die Zonen, die zuerst hell werden. Die weiß gelassenen Zonen bleiben also in Wirklichkeit am längsten dunkel. (Nach W. WAGNER 1955).

lichen Kombinationen treten nicht alle, sondern nur bestimmte auf, die anzeigen, daß sich das die Ausbreitungsmuster zusammensetzende Gefüge der Erbanlagen nicht vollständig in seine Bausteine auflöst. Nur so ist es möglich, daß trotz der Fülle der Kombinationen noch eine eumonische Variabilität erkennbar bleibt. Kompliziert werden die Erscheinungen noch durch das Auftreten weiterer die Zeichnung beeinflussender Faktoren wie z. B. Änderung der Intensität der Grundfarbe und der Größe der Zeichnungselemente. Die hier angestellten Betrachtungen gründen sich allein auf eine morphologische Analyse der Variabilität.

Bei den Schmetterlingen ließ die entwicklungsphysiologische Analyse ihrer komplizierten Flügelmuster ihre Bildung als eine Kette von Determinationsvorgängen erkennen, die im Lauf des Wachstums der Flügel in der Puppe während einer bestimmten Zeitspanne, der kritischen oder sensiblen Periode, erfolgen. Verletzungen und Störungen der Puppe in dieser Zeit, aber auch die Einwirkung von Umwelteinflüssen (S. 258) können zur Bildung von Aberrationen oder bestimmten ökologischen Erscheinungsformen von Färbung und Zeichnung (z. B. Saisondimorphismus, S. 443) führen.

Die entwicklungsphysiologische Untersuchung der Farbmuster läßt zwischen Musterarten und Musterorte unterscheiden. Die Musterorte sind sehr konstant und lassen sich auf ein Siebenbindensystem zurückführen, wie es noch bei einigen Tineiden und Tortriciden verwirklicht ist, aber wohl auch als der Mustergrundplan für die Flügel der Pterygota überhaupt gelten kann. Er findet sich z. B. auch bei Neuropteren, Mecopteren und selbst fossilen Insekten. Bei den meisten Schmetterlingen ist der Musterplan allerdings viel komplizierter und wird von zahlreichen Musterarten zusammengesetzt, die schematisch in Fig. 19 zusammengestellt sind.

Sie bringen verschiedene Musterteile in bestimmter Qualität hervor, sie qualifizieren die Musterteile, die die Musterorte lokalisieren. Die Musterarten (hier kurz «Muster» bezeichnet) sind:

a) **Abhängige Muster** zeichnen bestimmte, gesetzmäßig vorgebildete morphologische Strukturen, z.B. Flügeladern oder Blutlakunen farbig aus. Sie finden sich in weiter Verbreitung entlang der Längsadern (Noctuiden, gewisse Pieriden) und fast allgemein als Discoidaladerzeichnung auf der nach dem Schwund des Mediastammes entstandenen «Discoidal-(quer-)ader» (Fig. 20, 22a, vgl. Fig. 225). Auch die «Verwerfung» von Querbinden an den Längsadern ist in diesem Zusammenhang zu nennen (s. S. 39 und Fig. 23).

b) **Unabhängige (autonome, selbständige) Muster** entstehen durch freie Musterbildung in einem homogenen Substrat. Je nach der Verteilung ihrer Musterelemente können sie unregelmäßig (Fig. 19a) oder geordnet sein. Unter den geordneten sind rhythmische Muster mit zahlreichen Einzelementen (Fig. 19b–e) und singulare (Fig. 19f) mit nur einem Musterelement oder Hauptmusterelement zu

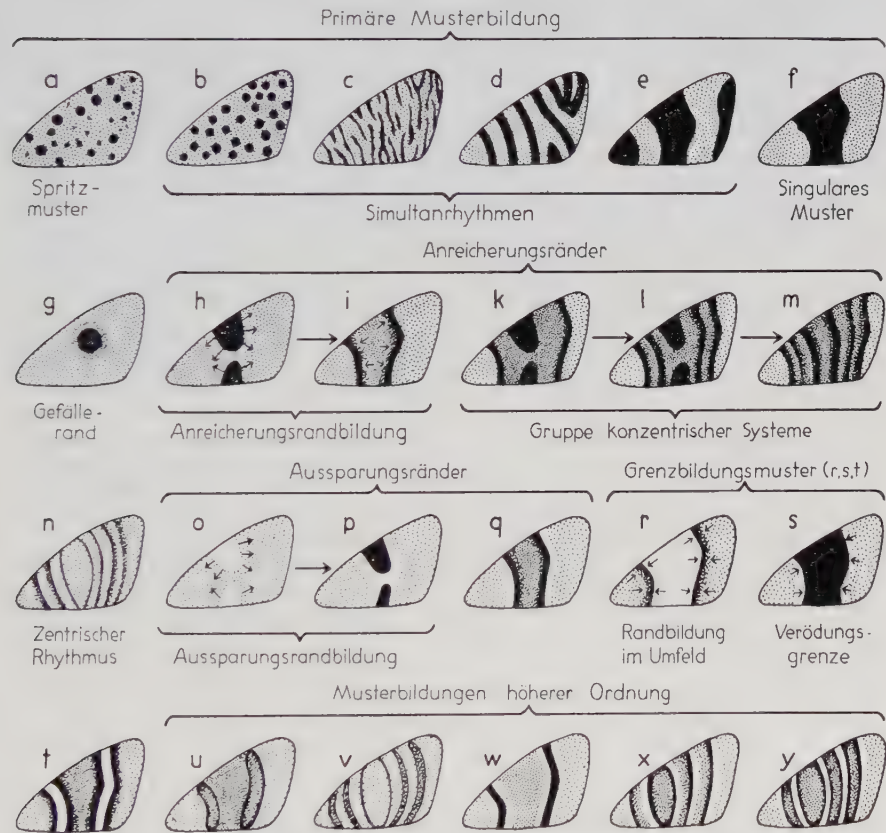


Fig. 19: Grundformen unabhängiger Musterbildung im Vorderflügel von Schmetterlingen. (Nach HENKE 1948). Nähere Erklärung im Text.



unterscheiden. Außerdem unterscheidet man Simultanmuster, wobei in der Musterfläche gleichzeitig an verschiedenen Stellen Farbkeime auftreten (Fig. 19a-f), die unregelmäßig (Spritzmuster, Fig. 19a) oder rhythmisch angeordnet sein können (Simultanrhythmen, Fig. 19b-e), und Ausbreitungsmuster oder zentrische Muster (Fig. 19g-y), die an einen über die Musterfläche fortschreitenden Ausbreitungsvorgang (Determinationsstrom) gebunden sind.

Beim singularen Simultanmuster (Fig. 19f) tritt nur ein homogenes Musterfeld auf. Nimmt die Konzentration der Determination nach den Rändern des Musterelements ab, so entstehen ein Farbgefälle (Fig. 19g) und bei umschlagender Reaktionsweise der Epidermiszellen Augenflecken mit zwei oder mehr konzentrischen verschiedenfarbigen Zonen, wie sie nicht nur bei vielen Schmetterlingen (Papilionidae, Saturnidae, Brassolidae), sondern auch in anderen Ordnungen (Mantodea, Fulgoroidea, Heteroptera) vorkommen. Die Ausbreitung der zentrischen Muster kann in der Form eines Liesegangphänomens<sup>1</sup> von einem Zentrum ausgehen und um dieses mehrere parallele Ausfällungslinien bilden (Fig. 19n), dadurch entsteht ein zentrisch gebautes rhythmisches Farbmuster, wie es z. B. bei Brahmaeidae und Geometridae vorkommt. Häufiger erlischt der vom Zentrum ausgehende Ausbreitungsvorgang, der z. B. bei *Ephestia kuehniella* experimentell nachgewiesen ist (Fig. 144), erst an Grenzen, die durch vorgelagerte Grenzmusterorte bestimmt sind. Als Ergebnis erscheint ein Musterfeld mit einem Anreicherungsrand (Fig. 19h,i). Schließlich können sich nacheinander an der gleichen Stelle mehrere Determinationszentren entwickeln, wodurch zusammengesetzte Systeme konzentrisch angeordneter, ungleichartiger Binden entstehen (Fig. 19k-m). Durch Ausbildung von Anreicherungs- und damit kombinierten Aussparungsrändern am Rand des Determinationsfeldes, durch gegenseitige Beeinflussung benachbarter Determinationsfelder, durch Ausbildung verschiedener gleichartiger Zentren (Musterkerne) in einem Feld und schließlich durch weitere Untergliederung (durch Ausbildung sekundärer Symmetrieachsen) der noch nicht vollständig ausdifferenzierten Musterteile können Musterbildungen höherer Ordnung entstehen (Fig. 19t-y), wie sie die mono- und polyzentrischen Feldgliederungsmuster der Schmetterlingsflügel darstellen. Dabei ist der erste Musterbildungsvorgang die von einer Symmetrieachse (Fig. 20s<sub>1</sub>) ausgehende Feldgliederung, wodurch die Grundlage für die Bindenzeichnung geliefert wird. Als zweiter Musterbildungsvorgang folgt die Herstellung von Grenzmustern, wovon drei Formen auftreten können: I. Typ (Fig. 20c): verschieden getönte Felder stoßen aneinander. II. Typ (Fig. 20a): zwischen die Felder schieben sich ein-, zwei- oder dreizonige besondere Grenzzeichnungen (Grenzzone). III. Typ (Fig. 20d), die aneinanderstoßenden Felder unterscheiden sich in der Tönung nicht, die Grenzen bilden das einzige Anzeichen für eine Feldgliederung.

Die Entstehung der Feldgliederung erfolgt streng symmetrisch. Das primäre zentrale Symmetriesystem (Fig. 20a) besteht aus dem Zentralkern, dem Zentralfeld mit den beiden Grenzzone oder Symmetriebinden (Distal- und Proximalbinde), und den beiden Umfeldern, dem basalen Wurzelfeld und dem apikalen Außenfeld. Die Symmetriebinden bilden die Feldgrenzen zwischen Zentralfeld und Umfeldern, die Symmetrieachse  $S_1$  läuft quer über den Flügel in der Gegend der Discoidalquerader, kann aber auch verschoben werden, so daß z. B. das Zentralfeld die ganze proximale Hälfte des Flügels einnimmt und die Proximalbinde ganz verschwindet (b, verwirklicht bei *Lasiocampa quercus*). Werden die Umfeldern durch das Auftreten eines Außen- und eines Wurzelkerns gegliedert, so ergibt sich ein durch Fehlen des Außenkerns häufig unvollständiges (e)

<sup>1</sup> Das Liesegangphänomen entsteht spontan in kolloidalen Lösungen durch rhythmische Ausfällung. Diffundiert eine Salzlösung in ein kolloidales Medium, das bereits ein zweites Salz enthält, das mit dem der Lösung eine Niederschlagsreaktion gibt, so setzt sich die neu entstehende unlösliche Verbindung in parallelen scharfen Linien ab, die senkrecht zur Diffusionsrichtung stehen, z. B. im Achat.



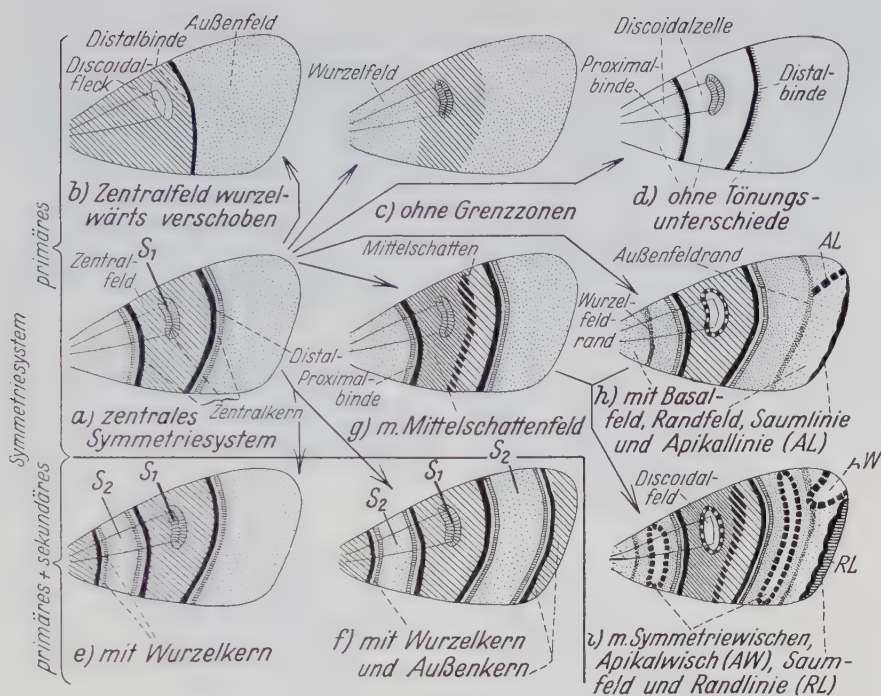


Fig. 20: Die wichtigsten Feldgliederungsmuster des Schmetterlingsflügels. (Nach Angaben von HENKE).

In den schematisierten Umriss des Flügels sind die Discoidalzelle (mit der Discoidaladerzeichnung) und, einzeln oder zu mehreren, die Muster eingetragen. Pfeile geben die Differenzierungsrichtungen (nicht Abstammung) an. Signaturen wie in Fig. 19 und 21. Näheres s. Text  $S_1$ ,  $S_2$  = primäre, sekundäre Symmetrieachse.

sekundäres Symmetriesystem (f) mit zwei Symmetrieachsen ( $S_2$ ). Eine Gliederung im Zentralfeld kommt durch Auftreten eines Mittelschattens zustande, der ein proximales Mittelschattenfeld abgrenzt (g). Im Außenfeld kann ein Außenfeldrand ein distales Randfeld vom Randfeld i. e. S., im Wurzelfeld ein Wurzelfeldrand ein Basalfeld vom Wurzelfeld i. e. S. abgliedern (h). Basalfeld und Randfeld heißen Grundfelder, Außenfeld i. e. S. und Wurzelfeld i. e. S. heißen Umfelder i. e. S. Alle diese Musterelemente fügen sich, zumal der Mittelschatten zu beiden Seiten der Discoidalader auftreten kann (s. unten), in Symmetriesystem und damit in dessen Determinationsgeschehen ein. Nicht symmetrische Muster gibt es im apikalen Flügelteil. Am Flügelrand tritt als möglicherweise (von der Randlücke) abhängige Musterbildung die Saumlinie auf (h), die von der weiter proximal gelegenen Randlinie (RL) zu unterscheiden ist (i). Letztere grenzt, wo sie auftritt, ein Saumfeld ab. An die Apikallinie (h), die sich vom Apex schräg in die Flügelfläche hineinzieht, schließt sich basalwärts ein Feld an, das, als Apikalwisch (i, AW) bezeichnet, auch basalwärts von einer Grenzzone eingefasst werden kann. Im Wurzelfeld und im Außenfeld treten sehr häufig parallel zu den Symmetriebinden Musterelemente auf, die sich wieder in das Symmetriesystem einfügen, die aber, besonders wenn sie zentrisch gebaut sind, eher als langgestreckte selbständige Musterfelder, weniger als Feldgrenzen erscheinen und als Symmetriewische bezeichnet werden (i). An ihrer Stelle können indessen auch simultanrhythmische Flächen-

muster sich einfinden (viele Geometriden), ebenso wie der Mittelschatten in mehrere distal und proximal von der Discoidalader liegende Linien aufgelöst sein kann (Fig. 21 g, h).

Durch verschiedene Kombination dieser Elemente und durch Zusammentreten mit anderen, mit Simultan- und mit abhängigen Mustern, etwa mit Nachzeichnungen der Flügeladern oder mit der bald als einfacher Fleck, bald als zentrisch ge-



Fig. 21: Baupläne der Feldgliederungsmuster auf den Vorderflügeln verschiedener Schmetterlingsgruppen.

a Siebenbindensystem, das bei Tineidae und Tortricidae verwirklicht ist, b *Ephestia* und andere Pyralidae, c Artidae, d Sphingidae, e Noctuidae, f Saturnidae, g erster und h zweiter Musterplan der Geometridae, i erster und k zweiter Musterplan der Papilionidae. Signaturen wie in Fig. 19 und 20. (Aus HENKE und KRUSE).

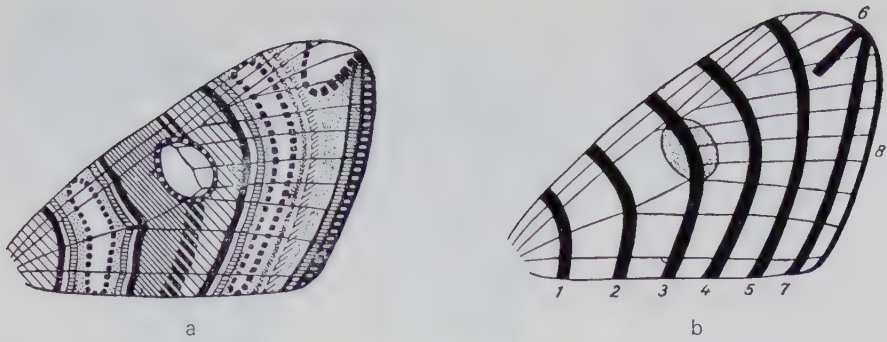


Fig. 22: Schema **a** der Feldgliederungsmuster und **b** der Musterorte auf dem Vorderflügel der Großschmetterlinge. Signaturen in **a** wie in Fig. 19–21. In **b**: 1–7 Grenzmusterorte. 1 = hypothetisch, kommt für Wurzelbinde oder Wurzelfeld oder beide in Betracht, 2 = Proximalbinde, 3 = Mittelschatten, 4 = Distalbinde, 5 = Außenfeldrand, 6 = Apikallinie, 7 = Randlinie, hypothetisch, 8 = Saumlinie. Punktiert der Musterfeldort für die Discoidaladerzeichnung. (Nach HENKE und KRUSE).

bautes Feld entwickelten Discoidaladerzeichnung entstehen **zusammengesetzte Muster** (Fig. 20–22). Die Musterelemente bedecken nebeneinander oder auch ineinandergeschoben und entwicklungsphysiologisch mehr oder weniger unabhängig voneinander die Flügelfläche (und den Rumpf) als ein einheitliches System. Bei den verschiedenen Schmetterlingsgruppen treten z. T. noch besondere Bildungen hinzu, so z. B. der im Zentralfeld gelegene Nierenmakel bei den Noctuidae (Fig. 21e), oder bei den Papilionidae (Fig. 21i, k) das typischenfalls aus einer Reihe von Augenflecken bestehende, im Außenfeld gelegene Ozellarsystem.

Die **Musterorte**, die sich bindenförmig quer über den Flügel ziehen, und nach Zahl und Lage dem Siebenbindenschema des Grundplans der Flügelzeichnung weitgehend entsprechen, ermöglichen Homologisierungen. Da verschiedene Musterarten, soweit es sich nicht um streng abhängige Muster handelt (Discoidaladerzeichnung), sich, ontogenetisch gesehen, an einem Musterort gegenseitig vertreten können, erscheinen die Musterorte gewissermaßen als Auffanglinien für nacheinander entstehende Musterarten und sind als solche wohl auch in der Phylogenie tätig gewesen. Für diese Auffassung sprechen die Verwerfungen von Querbinden, die häufig entlang der Längsadern erfolgt sind und die nicht nur zu Unterbrechungen der Bindenzeichnung (Fig. 23a), sondern sogar zur Entstehung zusammengesetzter Binden geführt hat, deren Elemente sich durch verschiedene Farbstruktur noch unterscheiden können, aber einen Musterort besetzen (Fig. 23b).

### 1.3. Die Muskulatur

In der Keimesentwicklung entstehen die mit der Körperdecke verbundenen Muskeln, die Skelettmuskeln, aus langgestreckten Mesodermzellen, den Myoblasten, die sich aus dem parietalen Blatt des Cölomsäckchens herausdifferenzieren (Fig. 115). Die Wandmuskeln der inneren Organe entwickeln sich in gleicher Weise aus dem viszerale Blatt.



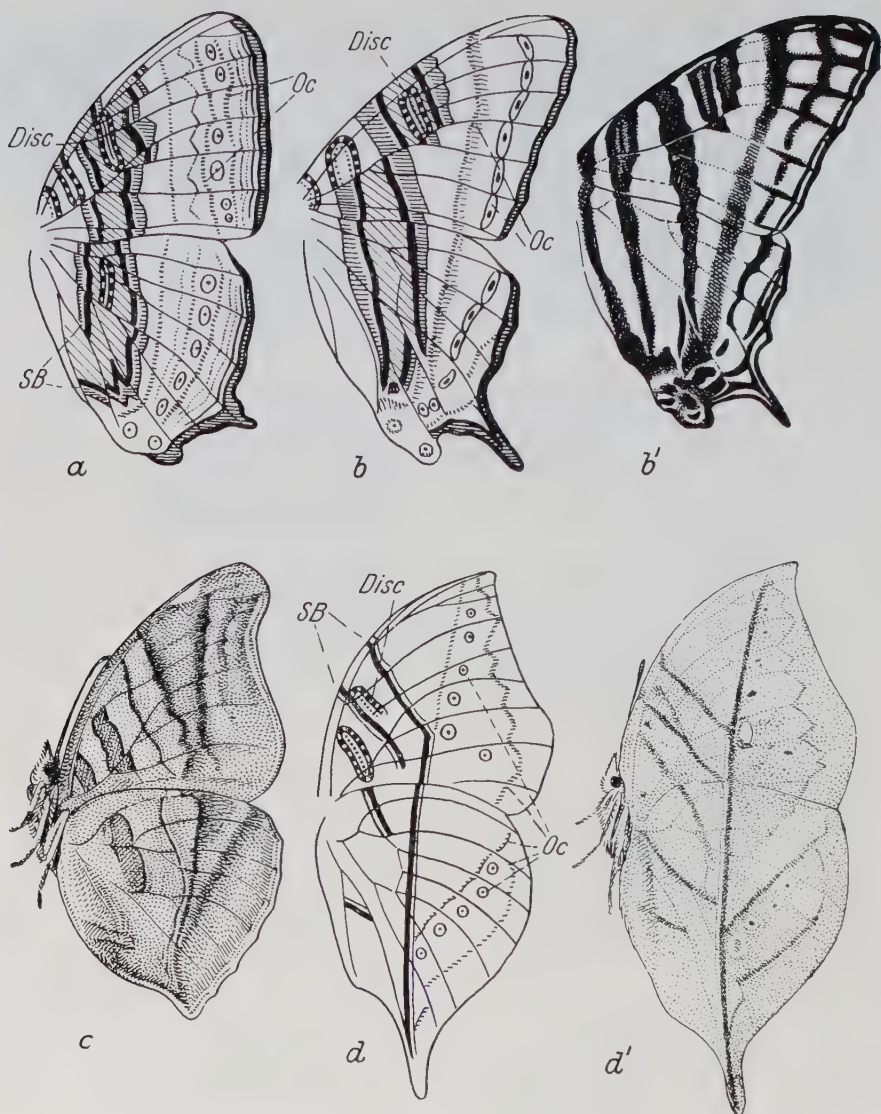


Fig. 23: Verwerfung von Binden, zusammengesetzte Binden, Totalzeichnung und Blatt-ähnlichkeit geringen (c) und hohen Grades (d) bei Tagfaltern.

a *Cyrestis cocles*, Oberseite Schema, b *Cyrestis camillus*, Oberseite Schema b' natürliche Ruhestellung und Zeichnung, c *Kallima inachis*, Ruhestellung, Flügel von unten, d *Kallima inachis*, Unterseite Schema, d' Ruhestellung, Flügel von unten. In den Schemata ist für diejenigen Binden, die für die demonstrierte Erscheinung wichtig sind, die gleiche Signatur angewandt wie in Fig. 20-22 Vgl. besonders Fig. 21 i, k. Disc = Discoidaladerzeichnung, Oc = Ocellarsystem, SB = Symmetriebinden.

(a, b, b', d, d' nach SÜFFERT verändert).



### 1.3.1. Bau der Muskeln

Die Muskeln sind aus quergestreiften Muskelfasern aufgebaut, die sich zu Bündeln zusammenlegen und deren jede ein mit zahlreichen Kernen ausgestattetes Synzytium von zylindrischer Form bildet. Die Querstreifung ist bei den Skelettmuskeln im gewöhnlichen Mikroskop leicht zu erkennen, bei den Viszeralmuskeln aber erst im Phasenkontrast. Die Grundmasse der Muskelfasern ist das körnige, mit dem Stoffwechsel dienenden Substanzen (Glykogen) beladene Sarkoplasma (Myoplasma), das an seiner Oberfläche eine dünne, aus einer dreischichtigen Plasmamembran und einer Außendecke (Basalmembran) bestehende Hülle, das Sarkolemm (Myolemm) bildet. Ein zelliges bindegewebiges Perimysium kann zuweilen als weitere Hülle hinzutreten (Fig. 29 c, Pm). Wo es fehlt, wie bei den besonders rasch arbeitenden Flugmuskeln von Dipteren und Hymenopteren oder den Trommelmuskeln der Singzikaden, wird die Muskelfaser durch das sie umgebende, besonders dichte Tracheennetz gestützt. Im Sarkoplasma liegen die zur Längsachse der Muskelfaser parallelen, aus kontraktile Proteinfäden, den Myofilamenten, aufgebauten Myofibrillen (Sarkostyle) und zahlreiche Mitochondrien, die im Muskel früher als Sarkosomen bezeichnet wurden.

Die Anordnung von Fibrillen, Mitochondrien und Kernen in den Muskelfasern ist verschieden. Es lassen sich vier Haupttypen unterscheiden:

1. Die Myofibrillen und Mitochondrien bilden einen zentralen Zylinder, der von einer kernhaltigen fibrillenfreien Zone des Sarkoplasmas umgeben wird (Fig. 24a), oder sind
2. gleichmäßig im Sarkoplasma verteilt mit peripher liegenden Kernen (Fig. 24b).
3. Die Kerne liegen in einer zentralen Sarkoplasmaachse, die von den Fibrillen umgeben wird (Fig. 24c).
4. In den indirekten Flugmuskeln, den Trommelmuskeln der Zikaden und anderen stark beanspruchten Muskeln sind die Myofibrillen mit einem Durchmesser von 2,5 bis  $3\mu\text{m}$  außerordentlich dick und einfach quergestreift (siehe unten Typ a-c). Die Kerne können fehlen, die Mitochondrien dagegen sind außerordentlich groß

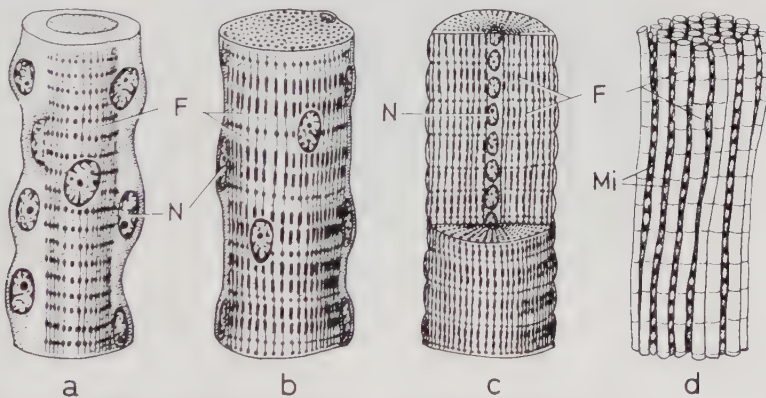


Fig. 24: Vier Haupttypen des Aufbaues der Skelettmuskelfasern.

(Nach SNODGRASS aus SEIFERT 1970). Erklärung im Text S. 41. F = Myofibrillen, Mi = Mitochondrien, N = Muskelkerne.

(sie wurden hier zuerst gesehen und als Sarkosomen bezeichnet) und in Reihen angeordnet. Sie sorgen durch die von ihrer Membran aufgebauten Enzyme für den erhöhten Energiebedarf des Muskels (Fig. 24d, Fig. 25). In ihrer Wandung zeigen sie rillenartige Vertiefungen, worin röhrenförmige Einbuchtungen der Plasmamembran des Sarkolemm verlaufen. Das dadurch gebildete Röhrensystem bezeichnet man als transversales Tubuli-System oder kurz T-System (Fig. 25, T). Man nimmt an, daß diese Kanäle die Erregungen der motorischen Nervenfasern ins Innere der Muskeln leiten und damit die Koppelung von Erregung und Kontraktion vermitteln. Unabhängig davon besteht im Sarkoplasma noch ein zweites verzweigtes System von Membransäcken und -schläuchen, das sarkoplasmatische Retikulum oder die Sarkotubuli (Fig. 25, SR), das sich wie

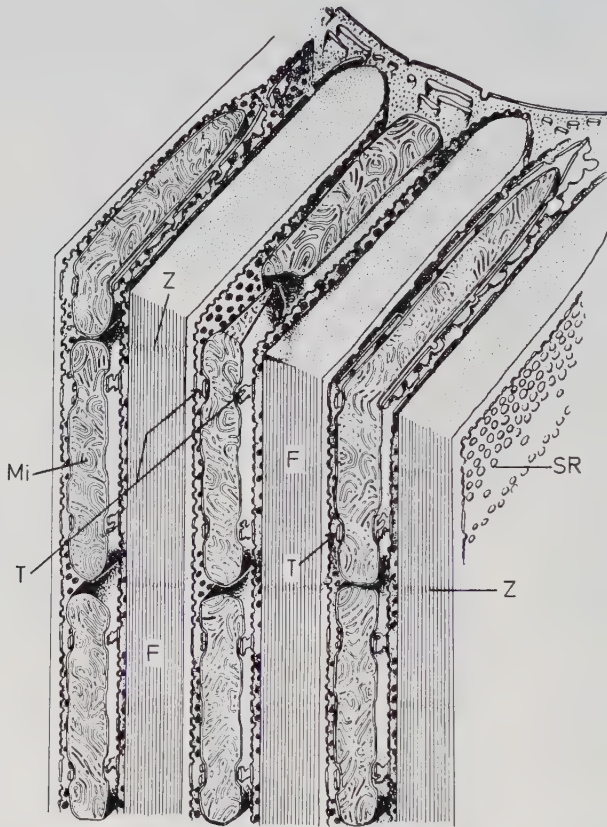


Fig. 25: Feinbau einer Muskelfaser in der Flugmuskulatur einer Großlibelle, plastisch gesehen.

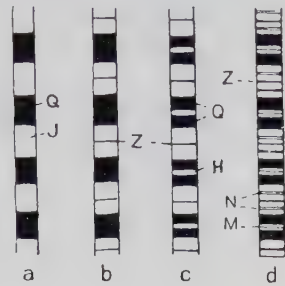
(Nach SMITH 1961 aus FLOREY 1970).

F = Myofibrillen mit den Myofilamenten, in die keine Organisationsdetails eingezeichnet sind, Mi = Mitochondrien, aufgeschnitten, wodurch die Septen der inneren Membran zu erkennen sind, SR = sarkoplasmatisches Retikulum, T = Kanäle des transversalen Tubuli-systems, Z = Z-Streifen.

eine durchbrochene Hülle um die Myofibrillen legt und dessen Hohlräume echtes intrazelluläres Milieu darstellen. In ihm werden je nach Bedarf Kalziumionen gespeichert oder wieder freigesetzt.

Die Querstreifung der Muskeln entsteht dadurch, daß jede Myofibrille aus abwechselnd aufeinanderfolgenden Scheibchen optisch anisotroper, stark färbbarer A- oder Q-Streifen (Fig. 26a, Q) und isotroper, weniger färbbarer I-Strei-

Fig. 26: Die verschiedenen Typen von Myofibrillen. (Nach PLATE). H = H-Zone, I = isotrope I-Streifen, M = Mittelmembran, N = Nebenscheiben, Q = anisotrope A- oder Q-Streifen, Z = Z-Linie.



fen (Fig. 26a, I) aufgebaut sind, wobei die Fibrillen einer Faser in gleicher Höhe stets das gleiche Verhalten zeigen. Durch das Auftreten einer durch die ganze Faser gehenden Zwischenmembran Z (Krausesche Zwischenmembran, Z-Linie, Telophragma) in den I-Streifen (Fig. 26b, Z) und einer hellen H-Zone (Hensensche Linie) (Fig. 26c, H) in dem Q-Streifen wird das Bild komplizierter. Dazu können noch weitere Querlinien kommen, und zwar in der H-Zone eine optisch dichtere Mittelmembran (Mesophragma) (Fig. 26d, M) und im Q-Streifen ober- und unterhalb der Z-Linie granuläre Nebenscheiben (Fig. 26d, N). Der Abschnitt einer Myofibrille zwischen zwei Z-Linien heißt Sarkomer. Der zuletzt genannte, am meisten komplizierte Fibrillentyp ist bei den Insekten am häufigsten. Die weniger komplizierten Typen findet man hauptsächlich bei den stark beanspruchten Flugmuskeln.

Jede Myofibrille wird aus Peptidketten (Myosine bzw. Aktine) bestehenden Myofilamenten ziemlich konstanter Länge und Dicke aufgebaut (Fig. 27a), wovon es zwei Typen gibt: die dickeren Myosinfilamente (Querschnitt etwa  $10\text{ m}\mu$ ) und die dünneren Aktinfilamente (Querschnitt etwa  $5\text{ m}\mu$ ) (Fig. 27b oben und unten). Erstere erstrecken sich zwischen zwei Z-Linien, ohne sie ganz zu erreichen, und bilden den langen Q-Streifen, ihr Strukturprotein bildet als verdichtetes Band die Mittelmembran (Fig. 26d, M). Die Strecke zwischen den Enden zweier aufeinanderfolgender Myosinfilamenten ist der I-Streifen. Die Aktinfilamente reichen von beiden Seiten der Z-Linie (Fig. 27c, Z), ihrem verdichteten Strukturprotein, aus nach beiden Seiten in die Q-Streifen und enden kurz vor der Mittelmembran. Die zwischen zwei benachbarten Aktinfilamenten liegende Strecke ist die H-Zone (H). Im Querschnitt sind die Fibrillen so angeordnet, daß jedes Myosinfilament von 6 Aktinfilamenten umgeben wird, wobei allerdings jedes Aktinfilament zu zwei benachbarten Myosinfilamenten gehört (Fig. 27b). Bei der Kontraktion oder Ausdehnung der Muskelfasern bleibt die Länge der Q-Streifen gleich, während sich die der I-Streifen und H-Zone ändert. Man stellt sich vor, daß die Myosin- und Aktinfilamente aneinander vorbeigleiten, ohne daß sich ihre Länge ändert (Fig. 27c).

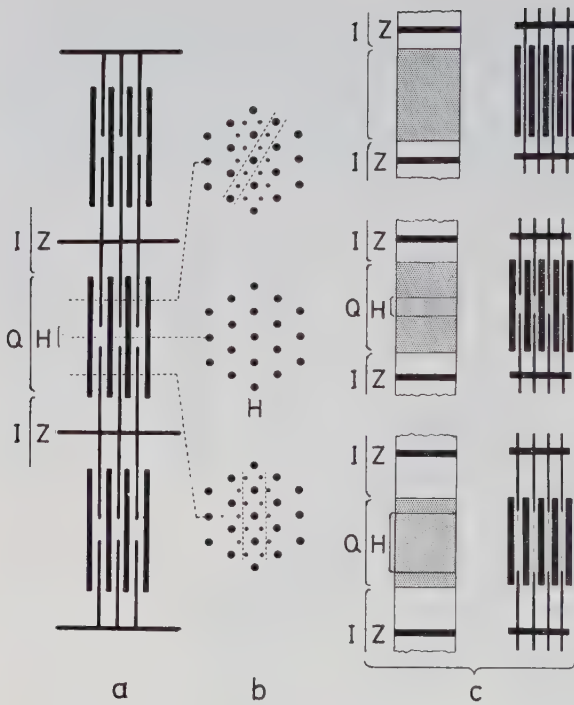


Fig. 27: Schema der Anordnung der Myosin- und Aktinfilamente in einer quergestreiften Muskelfibrille.

a) Längsschnitt durch die Myofibrille, b) Querschnitt durch den Q-Streifen (ein Längsschnitt in der durch die gestrichelten Linien abgegrenzten Ebene im oberen Querschnitt würde zwei dünne Aktinfilamente zwischen zwei dicken Myosinfilamenten, im unteren Querschnitt ein dünnes verdünntes Filament zwischen zwei dicken zeigen) und die H-Zone, wo die Aktinfilamente fehlen. c) Lage der Filamente zueinander in einem Sarkomer in der Mitte im Ruhezustand, oben kontrahiert, unten ausgedehnt. (Aus Florey 1970, etwas verändert).

H = H-Zone, I = I-Streifen, Q = Q-Streifen, Z = Z-Linie.

Durch die gewaltigen Fortschritte der modernen Physiologie ließen sich die sehr komplizierten Vorgänge der Muskelphysiologie bis in den molekularen bzw. submolekularen Bereich verfolgen, wenn auch noch viele Rätsel der Lösung harren. Eine ins einzelne gehende Darstellung davon würde hier zu weit führen, noch dazu, da sich die Insekten in dieser Beziehung nicht wesentlich von anderen Tiergruppen zu unterscheiden scheinen. Es sei daher auf die einschlägigen Lehrbücher der Physiologie verwiesen.

Man hat etwa die folgenden Vorstellungen: Durch die feinen Verästelungen der Nerven und durch Mehrfachinnervierung wird ein vom Zentralnervensystem ausgehender Impuls durch das T-System an viele hundert Stellen einer Muskelfaser gleichzeitig gebracht. Durch den Impuls setzt das sarkoplasmatische Retikulum schlagartig Kalziumionen frei, die in die Mitochondrien eindiffundieren. Diese synthetisieren darauf Adenosintriphosphat (Fig. 28) unter Einwirkung von Sauer-

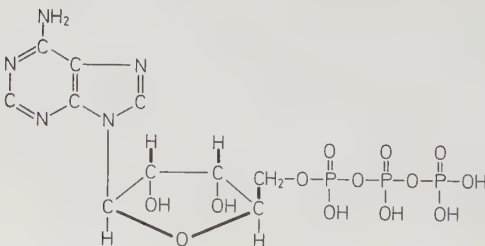


Fig. 29. Aufbau des sehr energiereichen Adenosintriphosphat.



stoff, der durch die fein verzweigten Tracheolen (s. S. 151) zugeführt wird. Das sehr energiereiche Adenosintriphosphat gibt die Energie zur Kontraktion der Muskelfaser, wie im Detail weiß man noch nicht. Der chemische Energielieferant wird dabei in Spaltprodukte abgebaut. Solange Kalziumionen anwesend sind, wird Adenosintriphosphat ausgeschüttet und der Muskel bleibt kontrahiert. Da ein ständiger Abbau stattfindet, muß immer wieder ein neuer Impuls gegeben werden.

Wichtig für die Bewegungen weichhäutiger Formen ist der an Raupen auf rein physiologischem Wege festgestellte Unterschied zwischen Lokomotions- und Turgormuskeln. Letztere sind für die Aufrechterhaltung des Turgors des «Hautmuskelschlauchs» verantwortlich und offenbar zu den stoffwechsellosen (tonischen) Dauerkontraktionen befähigt,

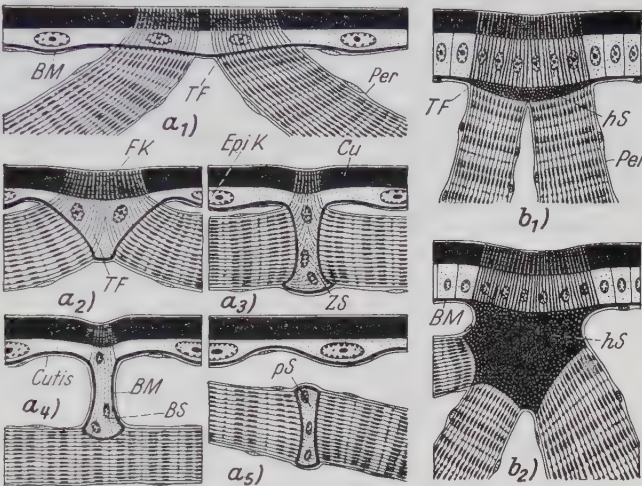
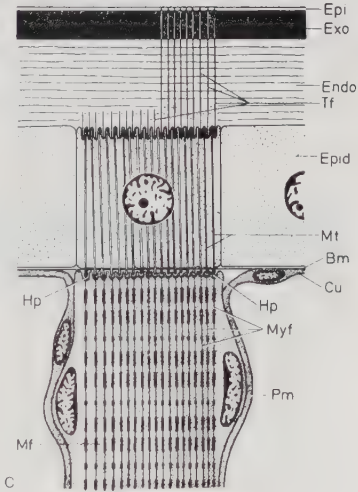


Fig. 29a und b: Schemata der Entstehung der Bindesehne (a<sub>1</sub>-a<sub>3</sub>) der Zwischensehne (a<sub>1</sub>-a<sub>4</sub>), der pseudohypodermalen Sehne (a<sub>1</sub>, a<sub>2</sub>, a<sub>3</sub>, a<sub>5</sub>) und der hypodermalen oder subepidermalen Sehne (b). Näheres s. Text. (Nach BARTH, WEBER, PÉRES und FAHLANDER kombiniert).  
 BM = Basalmembran (schwarz), BS = Binde-sehne, Cu = Exo- + Endokutikula, EpiK = Epi-dermiskern, FK = Faserkegel, hS = hypoder-male Sehne (weiß punktiert), Per = Perimysium, pS = pseudohypodermale Sehne, TF = Mikro-tubuli, ZS = Zwischensehne.

Fig. 29c: Schema einer Muskelelektionsstelle nach elektronenmikroskopischen Befunden. (Nach SEIFFERT 1970).  
 Bm = Basalmembran der Epidermis, Cu = Cu-tis, Endo = Endokutikula, Epi = Epikutikula, Epid = Epidermis, Exo = Exokutikula, Hp = Haftpunkte, Mf = Muskelfaser, Mt = Mikro-tubuli, Myf = Myofilament, Pm = Perimysium, Tf = Tonofibrillen.



die z. B. bei Phasmiden und Geometridenraupen die lange Aufrechterhaltung der Starstellungen (Akinese, s. S. 140) ermöglichen. Ob es sich dabei wirklich um Besonderheiten der Muskeln selbst und nicht vielmehr um solche der Innervierung handelt, bleibt noch zu prüfen (s. S. 108).

### 1.3.2. Der Ansatz der Muskeln an der Körperdecke

Ist zugfest und vollzieht sich ursprünglich stets unter Vermittlung der Epidermiszellen. Letztere senden fingerförmige Fortsätze durch die Basalmembran, die sich mit den Muskelzellen verzahnen. Es wird dadurch die beiderseitige Oberfläche um das 20- bis 40fache vergrößert. Die Zellmembranen weisen an der Verzahnungslinie eine Zonula adhaerens, einen Saum von Haftpunkten (Desmosomen oder Hemidesmosomen) auf (Fig. 29c, Hp). Davon ziehen einerseits die Myofibrillen (Fig. 29c, Myf) in die Muskeln, andererseits, gleichsam als deren Fortsetzung, feine Röhrchen, die Mikrotubuli (Fig. 29c, Mt), durch das Plasma der Epidermiszellen (Epid) bis zu ihrer apikalen Membran. Diese ist mit der Kutikula durch faserige chitinige Strukturen, die Tonofibrillen (Fig. 28c, Tf), die unter Umständen (bei manchen Larven) die ganze Kutikula durchqueren und einen Faserkegel (Fig. 30b und c, FK) bilden. Mikrotubuli und Tonofibrillen übertragen den Muskelzug noch sicherer auf die Kutikula, indem sie die Reißfestigkeit des Muskelansatzes erhöhen. Die Kerne der Epidermiszellen werden von den Tonofibrillen je nach der Anordnung der Myofibrillen auf dem Muskelquerschnitt entweder eingeschlossen (Fig. 30a, 29b) oder in den Randteil der Epidermiszelle gedrängt (Fig. 30b). Im letzteren Fall kann, besonders wenn die Zelle flach ist und die Basalmembran undeutlich wird, der Eindruck entstehen, als reichte die Muskelfaser bis an die Kutikula.

Durch Einstülpung einzelner Epidermiszellen oder größerer Epidermisteile entstehen als Angriffsflächen einzelner Muskelfasern oder ganzer Muskeln **epidermale** und (epidermal-) **kutikulare Sehnen**. Bei den Sehnen einzelligen Ursprungs gehen die Mikrotubuli in die Sehnen ein (epidermale Sehne, Fig. 30c) oder sie verschwinden ganz unter der Kutikularmasse (Fig. 30d); bei den vielzelligen Sehnen, unter denen man als Hauptformen Kappensehnen (KS) und einfache Innensehnen (eS, Fig. 5) unterscheiden kann, bleiben die Mikrotubuli (TF) unverändert bestehen. Die Sehnen, die lediglich auf Zug beansprucht werden, bleiben meist unsklerotisiert.

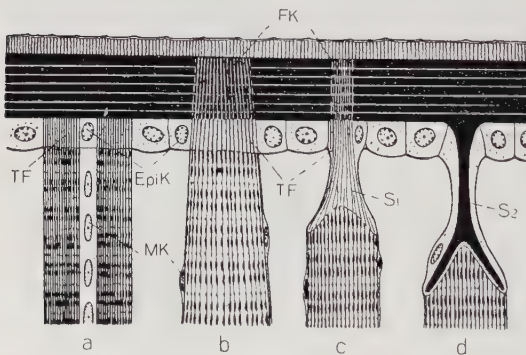


Fig. 30: Verschiedene Formen der Anheftungsstelle einzelner Muskelfasern an der Körperdecke.

a) mit Mikrotubuli und ohne sichtbaren Faserkegel, b, c) mit Faserkegel und Mikrotubuli, c) mit mikrotubulihaltiger Sehne, d) mit einfacher endokutikulärer Sehne. (Unter Benutzung von Abbildungen JANETS entworfen). EpiK = Epidermiskerne, FK = Faserkegel, MK = Muskelkerne, S<sub>1</sub> = Sehne mit Mikrotubuli, S<sub>2</sub> = einfache Sehne, TF = Mikrotubuli.

Vielzellige kutikulare Sehnen bilden sich vor allem an beweglichen Teilen, an denen die Muskeln wirksam angreifen, also an den **Ansatzstellen** (Insertio); die **Ursprungsstellen** (Origo) sind seltener besonders umgebildet (Fig. 178 b, dvm). Muskeln, die beiderseits ohne solche Sehnen sind oder Kappensehnen haben (Fig. 11, Mu<sub>1</sub>) sind entweder parallel- oder konvergentfaserig, Muskeln mit Innensehnen am Ansatzpunkt fiederförmig (Fig. 11, Mu<sub>2</sub>), wobei in allen Fällen flache und drehrunde **Muskelformen** unterschieden werden können.

Aus mikrotubulär differenzierten Epidermiszellen können, wie Fig. 29 a zeigt, an der Angriffsfläche zweier (oder mehrerer) Muskeln die beteiligten Epidermiszellen sich einstülpen und so zur Verlagerung des Muskelansatzes nach innen und ferner zur Verbindung der Muskelzüge durch eine mikrotubuli- und kernhaltige Plasmamasse (a<sub>2</sub>), eine epidermale Zwischensehne (ZS), führen. Von hier aus wird sowohl die Bildung der **Bindesehne** (BS) verständlich, bei der die epidermalen Teile nur noch oberflächlich an den zu einem Zug vereinten Muskeln haften (a<sub>4</sub>, bei Tierläusen häufig), wie auch die Bildung der **pseudohypodermalen Sehne** (pS), bei der sich im Gegensatz zu jener die Verbindung mit der Oberfläche ganz gelöst hat.

**Hypodermale (= subepidermale) Sehnen** (Fig. 29 b, hS) bilden sich durch Verdickung (Kutikularisierung, Sklerotisierung?) der Basalmembran ebenfalls an Stellen, an denen mehrere Muskeln angreifen, z.B. bei Apterygoten und Fliegenmaden. Die Epidermiszellen bleiben, wenn auch oft durch starke mikrotubuläre Differenzierung und Abflachung kaum kenntlich, zwischen Sehne und Kutikula erhalten.

## 1.4. Das Bindegewebe

Die oben als subepidermal (hypodermal) bezeichneten Bildungen (S. 47) entstehen durch Verdickung und Verfestigung der Basalmembran und können um so eher als Äquivalente der apikal gebildeten Kutikula bezeichnet werden, als Übergänge von diesen zu rein intraplasmatisch hergestellten Kutikularstrukturen bestehen (unechte Haarbildungen der Filzkammern von Dipterenlarven z. T.). Indessen ist die Frage, ob die Basalmembran als reine Epidermisbildung oder ob sie als ein Abkömmling der Somatopleura zu betrachten und somit bindegewebiger Natur ist, noch nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden. Da die Basalmembran keine Kerne zu führen pflegt, hat die auf S. 14 gegebene Darstellung am meisten für sich.

Demnach wäre die Basalmembran ein Abkömmling der Epidermis, und nur die kernführende Lage, die bei manchen Formen zu ihr hinzutritt, bindegewebiger Natur, also eine «Cutis», soweit es sich dabei nicht um sekundär angelagerte, abgeplattete Blutzellen handelt wie bei *Rhodnius*, oder um einen Hautnervenplexus (S. 106) oder schließlich um Tracheenendzellen (S. 148).

Jedenfalls bleibt das Bindegewebe bei den Insekten äußerst spärlich, es findet sich in Form von faserigen, kernführenden Hüllschichten oder Füllmassen an oder in der Muscularis des Herzens (S. 155, Adventitia), des Darms und anderer innerer Organe (Tunica propria), ferner in den Diaphragmen (S. 155) und, in Form von Strängen und Lamellen, teilweise ebenfalls kernführend, als Verbindung zwischen inneren Organen und Körperwand und endlich in relativ dicker Schicht als Perilemm, als Hülle um das zentrale und periphere Nervensystem (s. S. 108). Es enthält in einer amorphen Matrix periodisch quergestreifte Kollagenfasern und wird von eigenen Zellen gebildet. Über die Verschiedenheiten seines Aufbaus im einzelnen hat erst das elektronenoptische Bild Aufklärung gebracht. Es dient als Stütze und Hülle für die von ihm umgebenen Organe, ist aber auch am Stofftransport mitbeteiligt.



## 1.5. Das Skelettmuskelsystem

Das Hautskelett und seine Muskulatur bilden zusammen den Bewegungsapparat: Die Muskeln ziehen sich auf Nervenreize hin zusammen, bewegen dadurch die einzelnen Teile des Hautpanzers, zwischen denen sie sich ausspannen, gegeneinander und verrichten dabei unter Ausnützung des Widerstands der Unterlage oder des Mediums die Arbeit, die als Lauf, Sprung, Schwimmen, Flug usw. in Erscheinung tritt. Eine zusammenhängende Betrachtung der beiden Organsysteme rechtfertigt sich daher zunächst vom physiologischen und funktionsanatomischen, darüber hinaus aber auch vom rein morphologischen Standpunkt aus, denn den funktionellen Beziehungen, die erst bei der anatomischen Untersuchung ganz deutlich werden, entspricht eine gegenseitige Abhängigkeit (Korrelation) der beiden Organsysteme im Hinblick auf ihre bauliche Ausgestaltung. Bei Heuschrecken und Schaben wurden über 320 Muskelpaare beschrieben; davon treffen 51 auf den Kopf, 193 auf den Thorax und 177 auf das Abdomen.

### 1.5.1. Allgemeine Morphologie des Skelettmuskelsystems

1.5.1.1. Schon bei der Frage nach dem **Verhältnis zwischen Segmentierung und Sklerotisierung** zeigt sich, daß ein wahres Verständnis der Bauverhältnisse des Arthropodenpanzers nur durch Berücksichtigung der Muskulatur zu erreichen ist. Bei der primären Segmentierung, die wir bei den Articulaten annehmen müssen und die viele Holometabole (wenigstens an den Rumpfssegmenten) aus dem Embryonalleben bis ins Larvenleben hinübernehmen (Raupen, Maden), ist die Kutikula durchweg weich, die Längsmuskeln greifen, der embryonalen Entstehung aus Muskelsegmenten entsprechend, in der Tiefe der Hautfalten an, die die Segmente äußerlich voneinander abgrenzen (Fig. 31a). Tritt, wie das bei den allermeisten Insekten der Fall ist, eine Sklerotisierung ein, so müßte diese zur Unbeweglichkeit führen, wenn nicht zwischen den Skleriten weiche Kutikularstrecken, Membranen, erhalten blieben. Innerhalb des einzelnen Segments werden so zunächst ein dorsales primäres Tergum und ein ventrales primäres Sternum als Sklerite herausgebildet. Sie sind gegeneinander beweglich durch die Flankenhäute, die als Membranen erhalten bleiben, soweit sie nicht zur Gliedmaßenbildung verwendet werden (s. unten). In der Längsrichtung wird die Beweglichkeit durch sekundäre Segmentierung, d.h. durch die Aussparung von Membranstreifen erreicht, die zwar Intersegmentalhäute genannt werden, aber kaum je die Segmentgrenze selbst einnehmen. Diese wird vielmehr regelmäßig als Kutikularfalte sklerotisiert und bildet so die Antecosta, eine Innenleiste, die mannigfacher Weiterentwicklung fähig ist (s. Phragma, Spina), jedenfalls aber Ansatzstelle der Längsmuskeln bleibt (Fig. 31b, c).

Die «Intersegmentalhaut» und damit die falsche Segmentgrenze (Fig. 31, fSGr) kann vor der Antecosta gelegen sein und ein Prae-(Acro-)sternit bzw. -tergit abgliedern, oder sie liegt dahinter und grenzt dann ein Poststernit bzw. -tergit ab. Schließlich kann je eine Membran so vor und hinter der Antecosta verlaufen, daß Intersternite bzw. -tergite herausgegliedert werden.

Es ergibt sich also, daß Sklerite nicht ohne weiteres als morphologische Bezirke zu werten sind und daß ihre Grenzen durchaus nicht mit den Segmentgrenzen zusammenzufallen brauchen. Was diese betrifft, können als **viertes** den auf



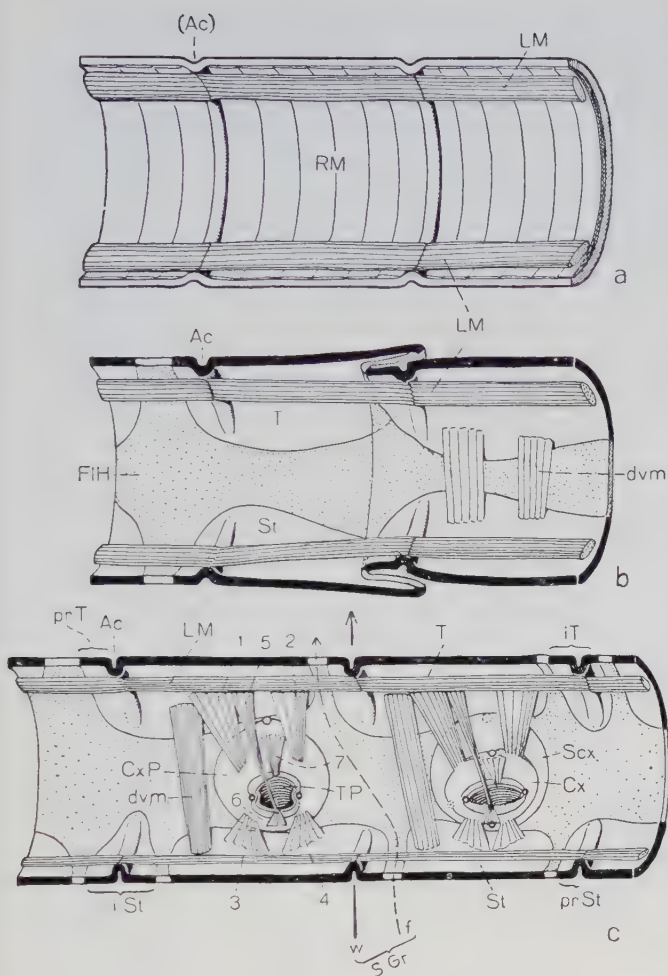


Fig. 31: Schemata der a primären, b, c sekundären Segmentierung von gliedmaßenlosen und c mit Gliedmaßen versehenen Körperabschnitten.

Es ist jeweils die rechte Hälfte dargestellt, Sklerite weiß, Membranen punktiert, Schnittflächen an Skleriten schwarz, an Membranen weiß. Gelenkstellen als Kreischen dargestellt, Muskeln längsschraffiert. Ac = Antecosta und ihre Vorstufe (Ac), Cx = Coxa, CxP = Coxopodit, dvm = Dorsoventralmuskel, FIH = Flankenhaut, LM = Längsmuskel, iSt, iT = Intersternit, -tergit, prSt, prT = Praesternit, -tergit, RM = Ringmuskeln, Scx = Subcoxa, St = Sternum, T = Tergum, TP = Telopodit, w, f, sGr = wahre und falsche Segmentgrenze, 1-7 = Muskeln der Gliedmaßen: 1, 2 = dorsale, 3, 4 = ventrale Pro- und Remotoren des Coxopodits bzw. der Coxa, 5 = dorsoventraler Abduktor des Trochanterofemurs bzw. Telopodits, 6 = ventraler Adduktor desselben, 7 = Abduktor des Telopodits bzw. des Trochanterofemurs.

S. 186, 187 und 194 angeführten Kennzeichen des Segments seine Grenzen in Gestalt der Ansatzstellen der Längsmuskeln hinzugefügt werden. Dabei ist allerdings Vorsicht am Platze, denn Muskelansätze liegen weder in der Ontogenie noch in der Phylogenie unbedingt fest, Ursprungsflächen wandern sogar sehr häufig, Teilung und Veränderung des Umfangs von Muskelzügen kommen vor. Zum morphologischen Wert der Innervierung s. S. 249.

**1.5.1.2. Verbindungen zwischen Skleriten.** Die durch Membranen geschaffene Beweglichkeit ist verschieden, je nachdem, ob jene weich und breit (Fig. 32a, b) oder als Syndesen entwickelt, d.h. schmal und straff elastisch sind (Fig. 32c).

Eigentliche Gelenke entstehen durch die Herausbildung besonders aufeinander gepaßter Gelenkflächen, die, der Natur des Hautpanzers entsprechend, stets als hohle oder solide Aus- oder Einstülpungen der Kutikula angelegt werden. Am Rumpf sind solche Bildun-

gen verhältnismäßig selten (Fig. 32 d), um so regelmäßiger kommen sie neben einfachen Membranverbindungen (Fig. 32 f) und Syndesen (i) an den Gliedmaßen, den Wurzeln der Flügel (Fig. 32 e) und anderer beweglicher Anhänge (auch der echten Haare, s. oben) vor.

Besondere Formen der Verbindung sind ferner die aus dem Gelenk entstandene **Einkeilung** (Fig. 32 h) und die **Verzahnung** (l), bei denen die Beweglichkeit fehlt, sowie die sehr verbreitete **Verfaltung** (m), bei der die Teile in der Längsrichtung gegeneinander beweglich bleiben.

Eingefaltete Leisten (S. 25) können von außen als **Spurnähte** (Sulci) in Form von Gruben oder scharfen Linien sichtbar bleiben und im letzteren Fall leicht mit vorgebildeten Bruchlinien, den **Häutungsnahten** (S. 231) oder mit den **echten Nähten**, den *Suturæ* verwechselt werden, die durch gegenseitige Annäherung von Skleriten unter Schwund der ursprünglichen Membranverbindung zustande kommen und schließlich ganz schwinden können. Da andererseits Spurnähte unter Schwund der Innenleiste sekundär zu Membranverbindungen werden und da Bruchlinien in Verbindung mit Einfaltungen vorkommen können, ist die Unterscheidung oft schwierig, und wir bezeichnen für deskriptive Zwecke alle von außen sichtbaren, auf Skleriten auftretenden Linien als **Nähte**, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung.

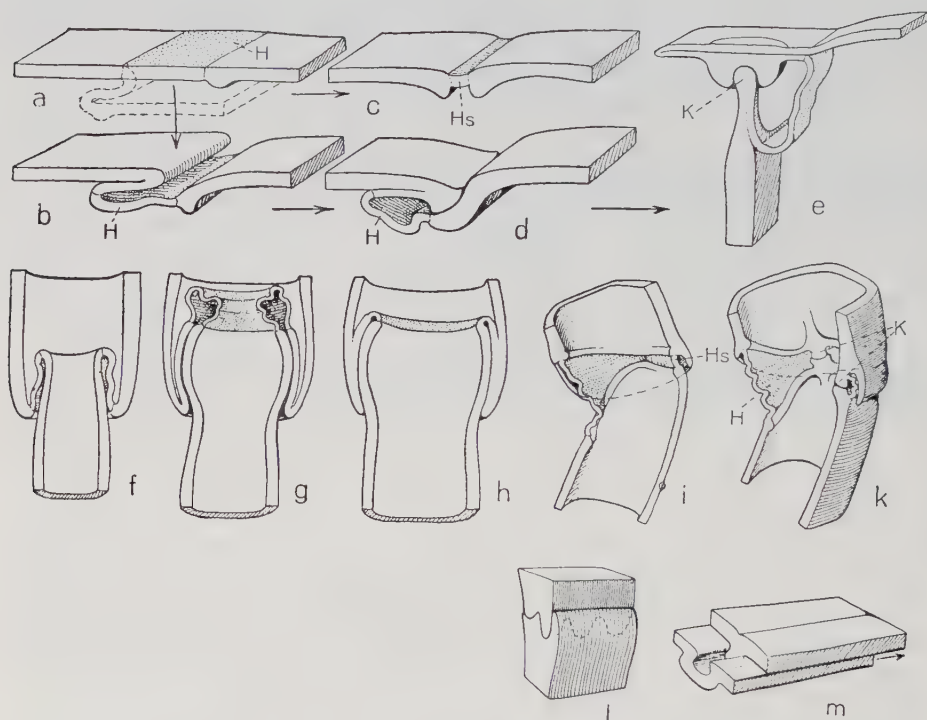


Fig. 32: Einige Formen der Verbindung von Skleriten miteinander: a, b Einfache Membranverbindung. c Verbindung durch elastischstraffe Membran (Syndese). d wie b, aber es sind Gelenkflächen ausgebildet, die ein Schlittengelenk darstellen. e Kugelgelenk (monokondyles Gelenk). f-k Verbindungen an Hohlgebilden. f Einfache Membranverbindung. g Kugelgelenk. h Einkeilung. i Scharnierbildung durch Syndese. k durch dikondyles Gelenk (Kniegelenk). l Verzahnung. m Verfaltung.

H = Gelenkhäute, Hs = straffe Gelenkhäute (Syndesen), K = Gelenkköpfe.

**1.5.1.3. Ausbildung des Arthropodiums.** Das Auftreten der polypoden Phase in der Keimesentwicklung (Fig. 110c') zeigt die Abstammung der Insekten von Formen mit über alle Rumpfsegmente verteilten **Gliedmaßenpaaren**. Gliedmaßenlose Segmente sind abgeleitet; bei den ursprünglich gebauten liegen die Gliedmaßen in den Flankenhäuten, etwas weiter nach der Bauchseite hin verschoben und dadurch zur Wirkung gegen die Unterlage geeigneter, als die wie Ruder wirkenden **Parapodien** der Polychaeten. Als erste Vorstufe der zur Fortbewegung auf fester Unterlage geeigneten Arthropodenextremität, des Arthropodiums, kann man denn auch ein entsprechend gerichtetes stummelförmiges **Lobopodium** (Fig. 33a) annehmen, das durch Ausläufer der Ringmuskulatur gegen den Rumpf beweglich ist. Eine Seitenlinie führt von ihm zum stummelförmigen, aber haken- oder krallenträgenden **Oncopodium** der Tardigraden, Pentastomiden und Onychophoren. Die bei den letzteren vorkommende Gliederung (Fig. 33b) hat, wie die Muskulatur zeigt, mit der des **Arthropodiums** nichts zu tun. Die vom Lobopodium zu diesem hinführende nächste Entwicklungsstufe ist ein spitz zulaufender Anhang, der durch ein dikondyles Gelenk, das Hüftgelenk (Bewegung in einer Ebene senkrecht zur Längsachse), in einen Endabschnitt, das Telopodit, und einen basalen Abschnitt, das Coxopodit, geteilt wird (Fig. 33c, links). Letzteres wird durch ein monokondyles Rumpfgelenk (Basalgelenk, Gelenkstelle dorsal) zu einer Schwenkung nach vorn und hinten gegenüber dem Rumpf befähigt. Außerdem treten frühzeitig noch drei weitere **primäre Gelenke** auf, das Subcoxalgelenk, das Kniegelenk und das Prätersalgelenk, deren erstes etwa die gleiche Beweglichkeit zeigt wie das Rumpfgelenk,

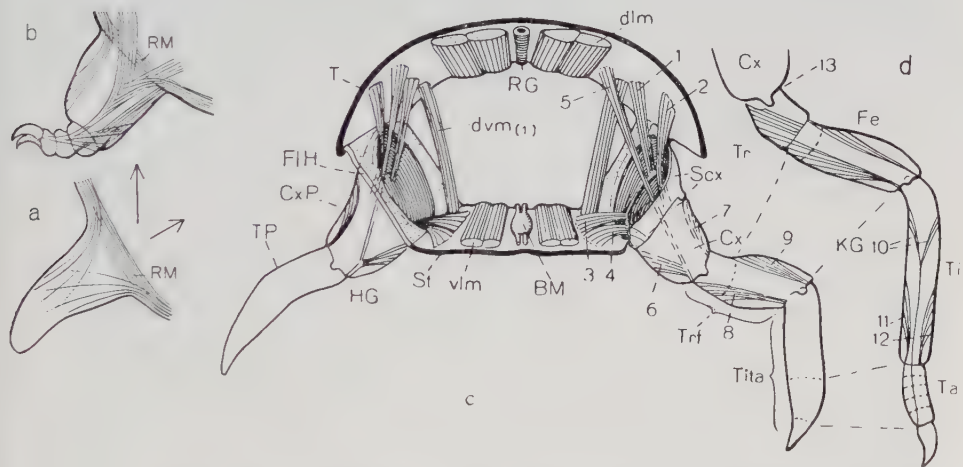


Fig. 33: a Schema des Lobopodiums, b des Oncopodiums, c Grundschemata eines mit Arthropodien versehenen Segments (von hinten gesehen), Gliedmaße links mit der ganz ursprünglichen Gliederung in Coxo- und Telopodit, rechts nach Ausbildung aller primären Gelenke. d Arthropodium mit sekundären und durch - - angedeuteten tertiären Gliedern. BM = Bauchmark, Fe = Femur, HG = Hüftgelenk, KG = Kniegelenk, Pta = Prätersus, RG = Rückengefäß, EM = Ringmuskel, Ta = Tarsus, Ti = Tibia, Tita = Tibiotarsus, Tr = Trochanter, Trf = Trochanterofemur, 8, 9 = Beuger und Strecker des Tibiotarsus bzw. der Tibia, 10 = Beuger des Prätersus, 11, 12 = Beuger und Strecker des Tarsus. Andere Abkürzungen s. Fig. 31.

während beim Knie- wie beim Hüftgelenk die Gelenkstellen vorn und hinten liegen. Das Prätarsalgelenk hat nur einen Angelpunkt oder eine Syndese auf der Dorsal-seite, wirkt aber, von nur einem Muskel bedient, als ziemlich freies oder als straffes Scharniergelenk. Es erhöht, zusammen mit dem Kniegelenk, durch Steigerung der Bewegungsfähigkeit der Extremität deren Wirkungsmöglichkeiten gegenüber der Unterlage.

Damit ist die Gliedmaße von der Basis nach dem Ende in die primären Glieder Sub-coxa, Coxa, Trochanterofemur, Tibiotarsus und Prätarsus aufgeteilt (Fig. 33 c rechts). Eine weitere **sekundäre Gliederung** kann durch Bildung eines Trochanter-Femur- und eines Tibio-Tarsus-Gelenkes eintreten (Fig. 33 d).

Die primären sowohl wie die sekundären Glieder sind durch **Muskeln** gekennzeichnet, die meist zu zweien als Antagonisten (z. B. Strecker und Beuger) an ihren Proximalrändern angreifen und sie in den durch die Gelenke erlaubten Richtungen bewegen (Fig. 31 u. 33). Die reicher entwickelten Muskeln der Subcoxa und Coxa (Fig. 31, 1–7) sind zweifellos aus der ursprünglichen Ringmuskulatur hervorgegangen, von der andere Teile sich als Dorsoventralmuskeln (dvm) vom Tergum zum Sternum spannen. Der Rest der Gliedmaßenmuskulatur wird wohl ebenfalls aus der Ringmuskulatur in die werdende Extremität hineingewachsen sein.

**Tertiäre** Abschnitte der Gliedmaßen, die häufig auftreten (Fig. 33 d), sind ohne eigene Muskeln. Die Muskelansätze erweisen sich also auch bei der Extremität als Hilfsmittel für die Auffindung der ursprünglichen Gliederung.

Die ausgebildeten Segmente des Insektenkörpers sind unter sich ungleich (heteronom) und schließen sich zu 3 **Segmentgruppen** enger aneinander, die die 3 Hauptabschnitte des Körpers, den Kopf, den Thorax und den Hinterleib bilden.

## 1.5.2. Der Kopf

Der Kopf (Caput), der Träger der Hauptsinnesorgane und des Mundes, besteht aus einer starren Kopfkapsel und den beweglich an ihr befestigten Anhängen, die wenigstens zum größeren Teil Gliedmaßen darstellen.

Der Kopf setzt sich zusammen aus dem auch beim Embryo äußerlich unsegmentiert erscheinenden Procephalon (Vorderkopf) und dem Gnathocephalon (Kieferkopf), dessen Zusammensetzung aus drei Segmenten, dem Mandibel-, Maxillen- und Labialsegment an deren Gliedmaßen, Coelomsäckchen und im Subösophagalganglion vereinigten Ganglienpaaren einwandfrei abzulesen ist. Es ist anzunehmen, daß im Procephalon das Acron enthalten sein muß, d. h. ein Homologon des Kopflappens (Prostomium) der Anneliden, das in der Ontogenese kein Coelom ausbildet und daher kein eigentliches Segment ist. Wieviele Metameren außerdem das Procephalon zusammensetzen, ist schwer zu entscheiden und daher viel diskutiert. Den meisten Deutungsversuchen liegen vergleichend anatomische Untersuchungen zugrunde. An der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamor* wurde das Problem auch mit Hilfe der experimentell-teratologischen Methode der vergleichenden Embryologie untersucht. Dadurch konnten am Kopfaufbau die Beteiligung von sieben morphogenetischen Einheiten nachgewiesen werden, d. h. Zonen, die sich höchstwahrscheinlich aus dem Substrat entsprechender morphogenetischer Felder im Keimstadium entwickelt haben. Von diesen morphogenetischen Einheiten fallen drei auf das Gnathocephalon: Mandibular-, Maxillar-



und Labialeinheit (Fig. 34b, Md, Mx, Lb), die den durch die Methoden der vergleichenden Anatomie ermittelten, oben erwähnten drei Segmenten entsprechen. Vier morphogenetische Einheiten bilden das Procephalon, und zwar die Clypeolabral-, Okular-, Antennen- und Prämandibulareinheit. Letztere (Fig. 34b, Pm) bildet die rechte und linke Juxtafrons (neben der Stirn gelegene Partie der Kopfkapsel) und das Tritocerebrum mit der Unterschlundkommissur. Sie entspricht dem Interkalarsegment der vergleichenden Anatomie, an dessen Metamerie-Eigenschaft trotz des Fehlens der Extremität kein Zweifel besteht. Es ist homolog dem 2. Antennensegment der Crustaceen. Von der Antenneneinheit (Fig. 34b, Ant) werden außer den Antennen, die Antennenringe (und eventuell eine schmale Zone darum) sowie das Deutocerebrum gebildet. Sie entspricht demnach dem Antennensegment. Von der Okulareinheit (Fig. 34b, Oc) werden große Teile der Kopfkapsel (Scheitel, Fastigium, Postfrons, Postorbitalia), die Fazettenaugen, die Ozellen und das Protocerebrum mit den Lobi optici, Corpora pedunculata, Zentralkörper und Ozellennerven gebildet. Extremitäten sind nicht enthalten. In ihr ist das Acron zu erkennen. Es bleibt nur noch die Clypeolabraleinheit (Fig. 34b, Cl) mit Stirn, Clypeolabrum und Epipharynx, aber keinem Abschnitt, der zum Aufbau des Gehirns beiträgt. Es widerspricht dieses den Befunden der vergleichenden Anatomen und der in Tabelle II und Fig. 34a dargestellten Auffassung, wonach das Protocerebrum aus zwei Ganglienpaaren zusammengesetzt ist, dem Archicerebrum mit der Sehkommisur, als den Ganglien des Acrons und dem Prosocerebrum mit der Prosocerebralkommisur als den Ganglien eines ersten Segments, des Präantennalsegments. Bei den Myriapoden ist ein solches nachgewiesen. Es gehört ohne Zweifel zum ursprünglichen Bauplan der Antennata, scheint aber im Verlauf der Stammesgeschichte der Insekten (oder schon vorher?) mehr oder weniger verlorengegangen zu sein, wie dadurch angedeutet wird, daß bei mehreren Arten Coelombildungen begonnen werden, aber dann wieder verschwinden. Auch die Deutung des Clypeolabrams als Extremität ist noch nicht erwiesen, da es bei den einen Insekten (Pterygoten) paarig, bei anderen (Collembolen) aber unpaar angelegt wird. Es ist daher vielleicht nur eine Frage der Auffassung, ob das Präantennalsegment noch oder nicht mehr zum Grundbauplan der Insekten zu rechnen ist.

1.5.2.1. Die **sklerotisierte Kopfkapsel** (Fig. 35) ist ein hinten und ventral offenes Gewölbe, dessen Ventralränder die Gelenkflächen für die Mundwerkzeuge bilden und dessen Wände nicht nur die inneren Kopforgane schützend umgeben, sondern auch die Ursprungsflächen für die Mehrzahl der Muskeln der Mundwerkzeuge und des Vorderdarms darstellen. Die notwendige Festigkeit gewinnt die Kopfkapsel zunächst durch die Wölbung ihrer Stirnfläche (Frontalfläche, Fr), ihrer Scheitelpartie (Vertex, Vert) und ihrer Seitenteile, der Wangen (Genae, Gen), ferner durch innenskelettale, aus Falten entstandene Versteifungsleisten ihrer Wände und endlich durch das aus eingestülpten Kutikularteilen zusammengeschweißte Tentorium, das ihren Hohlraum durchsetzt.

Der Hohlraum öffnet sich in die Leibeshöhle des Thorax durch das Hinterhauptsloch (Foramen occipitale oder Foramen magnum), das dorsal und seitlich von einem schmalen Randstreifen, dem Postocciput (Pocc) umgeben ist. Nach rückwärts setzt sich das Postocciput in die Halshaut fort (HH). nach vorwärts ist es vom gewölbten Teil der Kopfkapsel durch die Postoccipitalnaht (pocN) abgesetzt. Diese Naht ist eine Spurnaht, der äußere Ausdruck der Postoccipitalleiste (pocL), die, den Antecostae der Rumpfsegmente homodynam, den den Kopf hebenden dorsalen Längsmuskeln als An-

Tab. 2. Terminologie der Kopfsegmente der Insekten und der Antennaten überhaupt mit Ausnahme der Diplopoden und Pauropoden (die für andere Arthropodengruppen gültigen Bezeichnungen sind in Klammern gesetzt).

Segmente		Ganglien	Extremitäten	Ganglienkomplexe
Acron (Prostomium)	Procephalon	Archicerebrum mit Sehkommissur	-	<div> <div>Protocerebrum</div> <div>primäres Syncerebrum</div> <div>sekundäres Syncerebrum</div> </div>
I. = Prosocephalon = 1., präantennales Metamer		1. = Prosocerebrum mit Prosocerebral- komm. = 1. Komm.	-	
II. = Deutocephalon Antennensegment		2. = Deutocerebrum mit Deutocerebral- komm. = Antennen- komm.	1. Antenne (Antennula)	
III. = Tritocephalon = Interkalarsegment (Seg- ment der 2. Antenne, Chelicerensegment)		3. = Tritocerebrum mit Tritocerebral- komm.	(2. Antenne bzw. Chelicere)	
IV. = Mandibel- segment	Gnathocephalon	4. = Mandibular- ganglienpaar mit Mandibularkomm.	Mandibel	<div> <div>Subsophagalganglion</div> </div>
V. = Maxillen- segment		5. = Maxillar- ganglienpaar mit Maxillarkomm.	(1.) Maxille	
VI. = Labialsegment (Segment der 2. Max., Pedalpensegment)		b. = Labial- ganglienpaar mit Labialkomm.	Labium (= 2. Max.)	

satzstelle dient und die Grenze zwischen den beiden hintersten Kopfsegmenten (Maxillen- und Labialsegment) darstellt. Unter allen Nähten, die am Kopf auftreten, ist die Postoccipitalnaht die einzige, die eine derartige morphologische Bedeutung besitzt. Weniger regelmäßig findet sich die Occipitalnaht (ocN), die vom Vertex des Occiput und von den Genae die Postgenae abgliedert und ventral bis zu der außen oft als Spurnahnt kenntlichen Randleiste reicht. Diese verbindet die Basen der beiden Tentoriumarme (Ttvx, Tthx), setzt sich oft als **Epistomalleiste** (EpL, außen Epistomalnaht EpN) auf die Frontalfläche des Kopfes fort und festigt den Ventralrand der Kopfkapsel mit seinen Gelenkflächen. Die Epistomalnaht gliedert, wo sie vorkommt, von der Stirnfläche den **Clypeus** ab (Cl), der im übrigen durch die an ihm entspringenden, distal vom Frontalganglion verlaufenden Muskeln gekennzeichnet ist und an seinem freien Ende das Labrum (Oberlippe OL) trägt. Clypeus und Labrum bilden zusammen das **Clypeolabrum**, einen unpaaren, doppelwandigen Anhang, dessen größtenteils weichhäutige Innenfläche als **Epipharynx** bezeichnet wird.

Die innere Verstrebung der Kopfkapsel geschieht durch das **Tentorium**, das in der Keimesentwicklung aus zwei Paaren von später verschmelzenden, vielleicht segmentalen Einstülpungen an den Stellen entsteht, wo die Spuren der Einstülpung am fertigen Pterygotenkopf noch sichtbar sind (die Apterygoten zeigen ursprünglichere Verhältnisse). Es sind dies die in Fig. 35 a, b mit Ttvx und Tthx bezeichneten Stellen, die, oberhalb der beiden Gelenkstellen der Mandibel gelegen, besonders stark durch Zug- und Druckkräfte

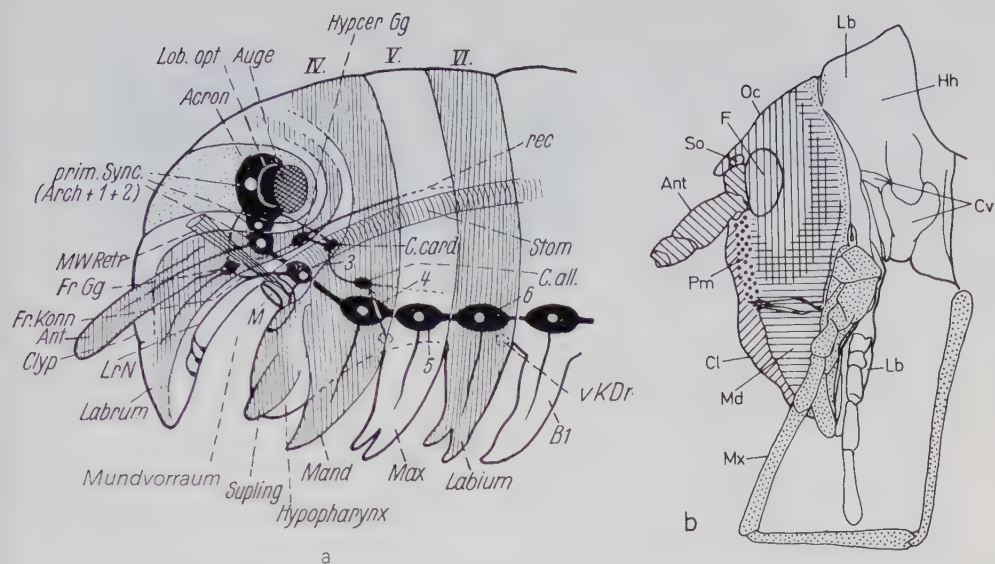


Fig. 34: a Schematische Darstellung der Segmentierung des Insektenkopfes, Seitenansicht. Acron punktiert, Metameren (I.-VI.) abwechselnd senkrecht schraffiert oder weiß gelassen. Nervensystem (Neuromeren 1-6) schwarz, Kommissuren durch weiße Kreisechen angedeutet. Stomodaeum (Stom) quer schraffiert. - b Topographische Übersicht der morphogenetischen Einheiten des Kopfes von *Tachycines asynamorus*. (Nach WADA 1966).

a Ant = Antenne, Arch = Archicerebrum, B<sub>1</sub> = erstes Laufbein (Thorax), C. all. = Corpus allatum, C. card. = Corpus cardiacum, Clyp = Clypeus, Fr Gg = Frontalganglion, Fr-Konn = Frontalkonnektiv, Hypocer Gg = Hypocerebralganglion, Lob. opt = Lobus opticus, LrN = Labralnerv, M = Mund, Mand = Mandibel, Max = Maxille, MW Retr = Retraktor der Mundwinkel, prim Sync = primäres Syncerebrum (s. Tabelle), rec = Nervus recurrens, Stom = Stomodaeum, Sup. ling = Superlingua, vKD = ventrale Kopfdrüse. Vgl. auch Fig. 74 und 75 und obenstehende Tabelle. b) Ant = Antenneneinheit, Cl = Clypeolabraleinheit, Cr = laterale Cervicalia, F = Fazettenauge, Hh = Halshaut, Lb = Labialeinheit, Md = Mandibulareinheit, Mx = Maxillareinheit, Oc = Oculareinheit, Pm = Prämandibulareinheit, So = seitlicher Ocellus.

beansprucht werden. An diesen Stellen laufen die oben genannten Innenleisten zusammen, von hier aus gehen kräftige innesskelettale Balken, die vorderen und hinteren Tentoriumarme (Ttv, Tth) ins Innere und verschmelzen unter Bildung eines unpaaren Querbalkens, des Corpotentoriums (CTt) zu einem X-förmigen Gebilde. Das Corpotentorium bildet den inneren, ventralen Abschluß des Hinterhauptslochs, über ihm zieht der Darm (Fig. 35 c), unter ihm die Bauchganglienkeite nach rückwärts. Von den Vorderarmen können Dorsalarne (Ttd) entspringen, wie denn überhaupt das Tentorium im Einzelfall ebenso verschieden ausgestaltet sein kann wie die Kopfkapsel selbst.

An ihr tritt bei Larven mit großer Regelmäßigkeit eine Häutungsnaht auf, die sich als Fortsetzung der unpaaren Bruchlinie des Thoraxrückens über die Scheitelfläche des Kopfes zieht und unter dem Namen Coronalnaht (CorN) bekannt ist. Sie gabelt sich meist nach vorn so, daß eine Y-förmige Figur entsteht, doch ist der Verlauf der Gabeläste im Einzelfall so verschieden, daß weder die Äste selbst, noch das von ihnen eingeschlossene Stück der Stirnfläche, das Stirnapotom, bei den verschiedenen Insektengruppen homolog sind. Das eine Extrem zeigen die Plecopteren und Libellen: die



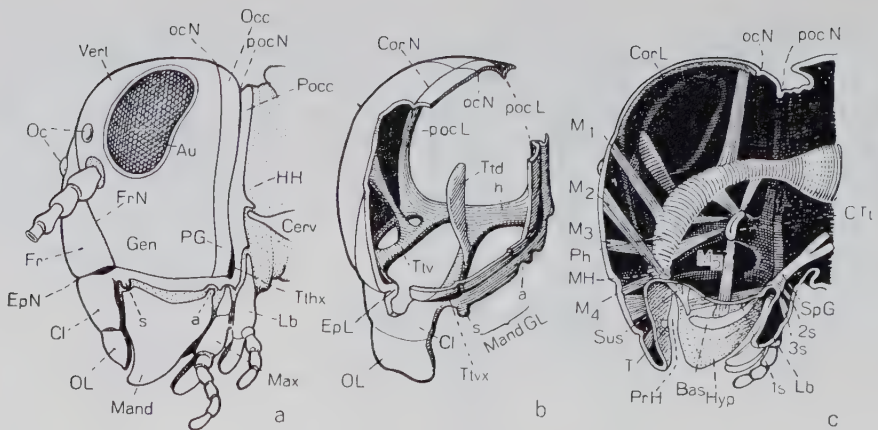


Fig. 35: Grundschema des Pterygotenkopfes mit orthopteroiden Mundwerkzeugen. a Seitenansicht, Membranen punktiert. b Ansicht der Kopfkapsel von vorn links, ein Teil der Vorder- und Seitenwand ausgebrochen, um das Tentorium zu zeigen. c Innenansicht, die linke Seite nahe der Medianebene durch einen Sagittalschnitt abgetrennt. Maxille und Mandibel nicht mit gezeichnet, Darm belassen, alle anderen inneren Organe außer einigen Muskeln entfernt. Vgl. Fig. 45.

Au = Komplexauge, Bas = Basalsklerit des Hypopharynx, Cerv = Laterocervicale, Cl = Clypeus, CorL, N = Coronalleiste, -naht, CTt = Corpotendorium, EpL, N = Epistomal-leiste bzw. -naht, Fr = Frons, FrL, N = Frontalleiste und -naht, Gen = Fena, HH = Hals-haut, Hyp = Hypopharynx, Lb = Labium,  $M_{1-2}$  = s. Text S. W, Mand = Mandibel, MandGl s, a = vorderes und hinteres (primäres) Mandibelgelenk, Max = Maxille, MH = Mundgegend, Oc = Ozellen, Occ = Occiput, ocN = Occipitalnaht, OL = Labrum, PG = Postgena, Ph = Pharynx, pocN, L = Postoccipitalnaht, -leiste, Pocc = Postocciput, PrH = Praeoralhöhle, SpG = Speichelgang, Sus = Suspensorium, T = Torma, Tth, v = hinterer und vorderer Tentoriumarm, Tthx, Ttvx = deren äußere Spuren, Vert = Vertex, 1s, 2s, 3s = Muskeln des Salivariums. (Nach Abbildungen SNODGRASS', verändert).

Gabeläste laufen hier weit hinter den Antennen in die Komplexaugen hinein und durch-schneiden diese; das andere Extrem zeigt Fig. 35 a: die Gabeläste laufen vor den Antennen auf die Epistomalnaht zu und schließen als «Frontalnähte» (FrN) ein dreieckiges meist als «Stirn» (Frons, Fr) bezeichnetes Stück ein. Auf die Imago gehen diese Nähte in der Regel nur dann über, wenn sie in der Tiefe eingefalteter Versteifungsleisten laufen, die dann als Coronalleisten (CorL) bzw. Frontalleisten bezeichnet werden (dieser Fall ist in Fig. 35 gezeichnet).

1.5.2.2. Die **Antennen** (Fühler, Ant) rücken im Verlauf der Keimesentwicklung dorsalwärts und gelangen so in die für ihre Wirkung als Sinnesorgane günstigste Lage, an die Stirnfläche des Kopfes, wo sie, in membranöse Ausschnitte der Kopf-kapselwand eingelenkt, ihre endgültige Stellung finden. Zwei Antennentypen (Fig. 36) sind bei den Antennaten zu unterscheiden:

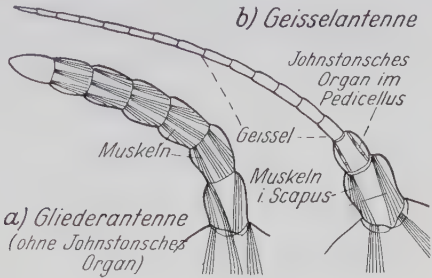
a) Die **Gliederantenne** findet sich bei den Myriapoden und unter den Insekten bei den Collembolen und Dipluren. Sie enthält in allen Gliedern mit Ausnahme des Endglieds Muskeln, aber kein Johnstonsches Organ (S. 118). Die Vermehrung der Gliederzahl in der postembryonalen Entwicklung erfolgt durch Teilung des Endglieds.

b) Bei der **Geißelantenne**, die den Thysanuren und Pterygoten zukommt, ist das Grund-glied, der Scapus (Schaft) durch Muskeln, die vom Tentorium kommen, um einen



ventralen Gelenkpunkt allseitig drehbar (wie bei a) und enthält selbst meist Muskeln, die das zweite Glied, den Pedicellus bewegen. Letzterer enthält das Johnstonsche Organ, hat aber ebenso wenig eigene Muskeln wie die übrigen Glieder, welche die im einfachsten Fall borsten- oder fadenförmige, vielgliedrige Geißel bilden. Die Vermehrung der Gliederzahl geschieht durch Teilung des oder der Grundglieder oder (selten) aller Glieder der Geißel. Je nach der Form und der Dicke der einzelnen Glieder, ihrer Zahl und ihrer Stellung zueinander kann man innerhalb dieses Typs verschiedene Antennenformen unterscheiden, deren wichtigste Fig. 37 zeigt. Die Geißelglieder sind gegeneinander höchstens durch Blutdruck aktiv beweglich.

Fig. 36: Die beiden Haupttypen der Antenne bei den Antennaten. (Schema nach IMMS).



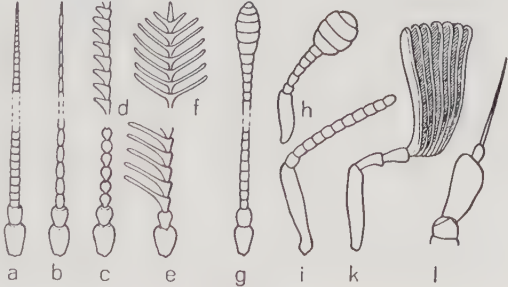
1.5.2.3. Die paarigen Mundwerkzeuge sind die Gliedmaßen der drei hinteren Kopfsegmente. Als typisch schildern wir den orthopteroiden Bauplan der kauenden Mundteile; die Entognatha und Archaeognatha zeigen andere Verhältnisse.

Dies gilt vor allem von der Ausbildung der stets ungliederten Mandibeln (Oberkiefer, Mand), die bei ihnen nur einen Angelpunkt mit der Kopfkapsel haben (S. 306). Zu diesem primären (Fig. 35 a, 38 a) kommt bei den Zygentoma und Pterygoten noch ein sekundärer (s), vorderer Angelpunkt.

Die Beweglichkeit der im ganzen dreikantigen Mandibel wird dadurch auf eine reine Seitenschwingung um die Lateralkante der Kopfkapsel beschränkt; ausgeführt wird sie meist nur von zwei Muskeln, die den Muskeln 1 und 2 des Grundschemas Fig. 33 entsprechen, aber zum Ab- und Adduktor geworden sind und mit kräftigen Sehnen am Mandibelrand ansetzen (S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, M ab, M ad, Fig. 45). Am kräftigsten ist der Adduktor, er dreht die Mandibel nach innen und vermag dabei, dank der besonderen, aus Fig. 38 ersichtlichen Ausbildung der Innenkante der Mandibel als Kaukante (Incisivi + Mola), die Nahrung zu zerkleinern.

Fig. 37: Die wichtigsten Formen der Geißelantenne.

a Borstenförmige (setiforme), b fadenförmige (filiforme), c rosenkranzähnliche (moniliforme), d einseitig gezähnte (serrate), e, f ein- und doppelseitig gekämmte (pectinate), g keulenförmige (clavate) Antenne mit großer und h dasselbe mit beschränkter Gliederzahl. i Geknielte, k blätterförmige (lamellate) Antenne, l pfriemenförmige Antenne mit ungliedriger Endgeißel.



Dabei wirken auch die **Maxillen** (Unterkiefer, Max) mit, die reicher gegliedert, dementsprechend mit zahlreicheren Muskeln ausgestattet und vielseitiger beweglich sind (Fig. 39a–b').

Seitlich am Kopf hinter der Mandibel mit einem Angelpunkt angreifend, bestehen sie aus dem dreieckigen Angelstück (*Cardo*, Ca) und dem in veränderlichem Winkel zu diesem stehenden Stamm (*Stipes*, Sti), der an seinem Ende lateral den fächerförmigen *Maxillarpalpus* (Unterkiefertaster, Plm), medial die beiden Kauladen (*Lobi*) *Galea* (G, äußere Lade) und *Lacinia* (Lc, innere Lade) trägt, die meist ungleich ausgestaltet sind. Wie Fig. 39 zeigt, sind die Lade nichts anderes als sekundär gebildete Auswüchse am Coxopodit (*Cardo*+*Stipes*), während der *Palpus* dem *Telopodit* entspricht. Fig. 39 gibt diese Auffassung im Schema wieder (a, b) und zeigt gleichzeitig weitere Einzelheiten, besonders die Bauverhältnisse und die mutmaßliche Herkunft der Maxillarmuskeln.

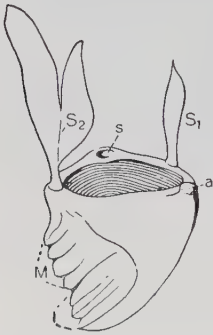


Fig. 38: Grundtyp einer orthopteroiden Mandibel, von hinten gesehen, herausgelöst. (Aus WEBER).

M = Mola, I = Incisivi, S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> = Sehnen des Ab- und Adduktors, a = Gelenkkopf des hinteren (primären), s = Gelenkpfanne des vorderen (sekundären) Angelpunkts.

Das **Labium** (Unterlippe, 2. Maxillen, Lb) entwickelt sich aus den paarigen Gliedmaßenknospen des letzten Kopfsegments (Fig. 110b'–d'), indem diese nach der Mitte hin zusammenrücken und basal miteinander verschmelzen.

Wie Fig. 39 zeigt, entspricht denn auch im entwickelten Zustand das Labium in fast allen Einzelheiten der Gliederung und der Muskelausstattung einem Paar basal verwachsener Maxillen, die das Mundfeld nach rückwärts abriegeln, statt, wie die Mandibel und 1. Maxillen, seitlich vom Mund zu stehen. Die beiden *Cardines* ergeben zusammen mit Resten des labialen Sternums (St) das *Postmentum* (Pmt), das basal in die Halshaut übergeht und so den äußeren ventralen Abschluß des Hinterhauptlochs bildet. An ihm treten als Sklerite ein *Submentum* (Smt) und ein *Mentum* (Mt) auf, die von dem Produkt der unvollkommenen Vereinigung der beiden *Stipites*, dem *Praementum* (Prmt), durch Muskeluntersuchungen abzugrenzen sind (Fig. 39 c, d, vor allem Muskel x, ein bei der Maxille fehlender Sternalmuskel). An Stelle der Maxillar- treten Labialpalpen (Pl) auf, statt *Galeae* und *Laciniae* sind *Paraglossen* (Par) und *Glossen* (Gl) vorhanden, die zu einem einheitlichen Gebilde, der *Ligula*, verschmelzen können (Fig. 40 a, Lig):

1.5.2.4. Die **unpaaren Mundteile**, das Labrum und der *Hypopharynx* sind offenbar keine Gliedmaßen, sie entstehen als meist schon unpaare Knospen vor und hinter dem Mund des Embryos.

Der **Hypopharynx** (Hyp, Fig. 35 c) ist ein größtenteils weichhäutiges, zungenförmiges Gebilde, dessen Hinterwand mit der Vorderwand des Labiums eine tiefe Falte bildet, in deren Grund die Mündung der Labialdrüsen liegt (Speicheldrüsen). Diese bildet einen Ventil- (oder Pumpen-)Apparat, die Speicheltasche oder das *Salivarium*, an dessen Aufbau sklerotisierte Teile und bis zu drei Muskelpaare (1s, 2s, 3s) beteiligt sind (s. auch Fig. 39 c', Sal). An den Seiten trägt der *Hypopharynx* zuweilen ein Paar von beweglichen

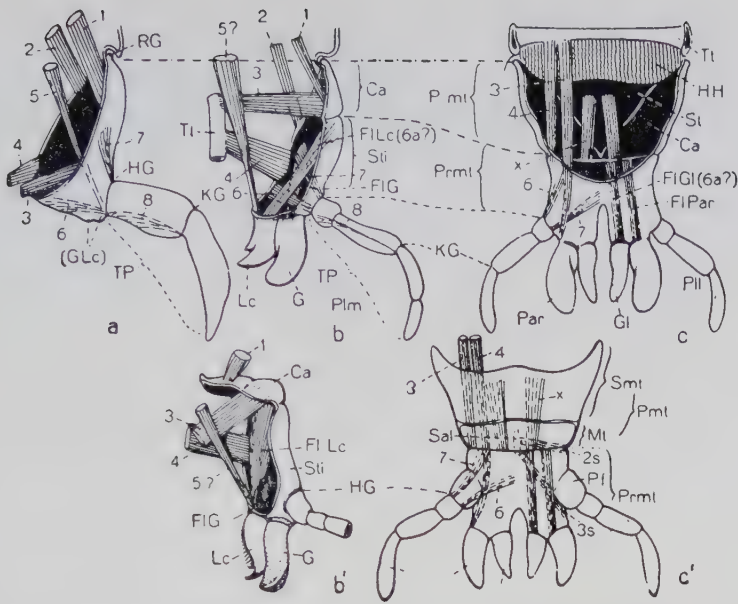


Fig. 39: Die Maxille und das Labium mit ihrer Muskulatur. **a** Grundsche ma der Gliedma ße, von vorn gesehen (sonst wie Fig. 33 c, links), **b** vereinfacht gezeichnete Maxille, in derselben Ansicht. **b'** weniger schematisierte orthopteroide Maxille zum Vergleich. **c** Schema der Entstehung des Labiums aus zwei verwachsenen Maxillen. **c'** Schema des orthopteroiden Labiums, von hinten gesehen; z. T. nach SNODGRASS, verändert. Zahlen bedeuten die Muskeln der Fig. 31 und 33, die zu Muskeln der Maxille und des Labiums werden. In **c** und **c'** lies 3 und 4 statt 1 und 2.

Ca = Cardo, FI G, Lc, Gl, Par = Flexor Galea, Laciniae, Glossae, Paraglossae, G = Galea, Gl = Glossa, (GLc) = Entstehungsort von G und Lc am Coxopodit, HG = Hüftgelenk, HH = Halshaut, KG = Kniegelenk, Lc = Lacinia, Mt = Mentum, Par = Paraglossa, Pf = Palpifer, Pil = Labialpalpus, Plm = Maxillarpalpus, Pmt = Postmentum, Prmt = Praementum, RG = Rumpf-gelenk, Sal = Salivarium, 2s, 3s = dessen Muskeln, Smt = Submentum, St = Sternum des Labialsegments, Sti = Stipes, TP = Telopodit, Tt = Tentorium.

Anhängen, die Superlinguae, von denen aber meist nur Reste in Gestalt der Basalsklerite (Bas) übrig sind. Die Vorderwand geht in die Rückwand des Pharynx über, an den Mundwinkeln liegt ein Paar von Skleriten, die Suspensorien (Fulturae, Sus), die durch Muskeln, die Rückzieher der Mundwinkel ( $M_2$ ) beweglich sind. An den Basalskleriten greifen ebenfalls Rückziehmuskeln ( $M_2$ ) an, so daß der Hypopharynx auch seiner Beweglichkeit nach als Zunge arbeiten kann.

Das Labrum (Oberlippe, OL) liegt als ein durch höchstens zwei Muskelpaare ( $O_1$ ,  $O_2$ , Fig. 45) bewegliches, schuppenförmiges Anhängsel des Clypeus so dicht vor der Mundöffnung, daß seine und des Clypeus Rückwand, der mit Ausnahme eines Spangenpaares, der Tormae (T), weichhäutige Epipharynx, unmittelbar in die Vorderwand des Pharynx übergehen kann.

1.5.2.5. Der Mund liegt da, wo Epi- und Hypopharynx zu einem Rohr, dem Pharynx, zusammentreten, der durch Ringmuskeln verengert, durch Dilatoren erweitert werden kann und daher zu Schluckbewegungen befähigt ist. Die Dila-

tatoren (Fig. 35c) kommen z.T. vom Tentorium, z.T. von der Stirn- und Scheitelfläche der Kopfkapsel, sie verlaufen durchweg hinter bzw. dorsal vom Frontalganglion, dessen Lage die Grenze zwischen dem Pharynx und dem Epipharynx, bzw., auf die Außenfläche projiziert, zwischen Clypeolabrum und Frons kennzeichnet. Letztere kann also nach dem Clypeus zu auch dann scharf abgegrenzt werden, wenn keine Epistomalnaht vorhanden ist.

Diese Abgrenzung ist wesentlich, denn die **Präoralhöhle** (PrH), der Hohlraum zwischen Epi- und Hypopharynx, bzw. zwischen den Ober- und Unterkiefern, in dem bei typisch kauenden Insekten die Nahrung von den Mandibeln und Maxillarladen zerkleinert und dann von den letzteren und dem Hypopharynx zum Munde geschafft wird, erleidet bei den saugenden Insekten starke Abänderungen. Der dem Mund am nächsten gelegene Teil der Präoralhöhle, das **Cibarium**, an dessen Bildung sich die basalen Teile des Epipharynx und die zwischen den Suspensorien gelegenen Partien des Hypopharynx ebenso wie die Suspensorien selbst beteiligen, wird bei saugenden Insekten zur **Cibarialpumpe**, deren Dach durch die Clypeal- bzw. Labralmuskeln bewegt wird (Homologa in Fig. 35c kenntlich,  $M_4$  und die weiter distal gelegenen Muskeln), welche die Abgrenzung der Cibarialpumpe und der mit ihr vielfach kombinierten **Pharynxpumpe** ermöglichen. Letztere beginnt hinter dem Frontalganglion, ihre dorsalen Dilatatoren sind Homologa von  $M_2$  und  $M_1$  (Vorderpharynxpumpe), die an der Stirnfläche, resp. von Muskeln, die an der Scheitelfläche entspringen (Hinterpharynxpumpe), ihre ventralen Dilatatoren gehen vom Corpotentorium aus. Mit der Bildung der Cibarialpumpe rückt der eigentliche Mund in die Tiefe, die sekundär gebildete und in den verschiedenen Gruppen saugender Insekten nicht immer homologe Mündung, durch die der Nahrungsaft in die Cibarialpumpe gelangt, wird als **Præstoma** bezeichnet.

1.5.2.6. Die ursprüngliche **Kopfstellung** ist die orthognathe (Fig. 35a), bei der der Mund sich ventralwärts öffnet und die Mundteile wie beim Embryo ventralwärts zeigen. Sie kann auch bei primitiven Formen nach der Prognathie hin abgeändert sein, d.h. hier ist der Mund samt den ihn umgebenden Teilen nach vorn gerückt (Fig. 215, 213). Das entgegengesetzte Extrem ist die Hypognathie, bei der der Kopf so stark gebeugt ist, daß der Mund sich nach rückwärts öffnet.

1.5.2.7. Das **Hinterhaupt**, das beim Grundtyp offen, d.h. nur durch die beweglichen Basalteile des Labiums ventral abgeschlossen ist (Fig. 40a), erhält häufig, zumal bei prognathen Formen, einen festen Verschuß entweder dadurch, daß das Postmentum mit den benachbarten Teilen der Kopfkapsel als Gula fest verwächst (Fig. 40b, Coleopteren u.a.), oder dadurch, daß die Postgenae und Postoccipita ventral von den hinteren Tentoriumarmen sich einander nähern und schließlich miteinander zu einer «Postgenalbrücke» verwachsen (Fig. 40c, Br, Sutura noch sichtbar).

Das **Hinterhauptsloch**, das beim Grundtyp ziemlich weit angenommen wurde, kann einerseits durch starke Verbreiterung des Occiput und der Postgenae verengert oder so stark erweitert werden, daß kaum ein Einschnitt zwischen Kopf und Hals zu sehen ist. Im letzten Fall spricht man von einer pantotremen Kopfkapsel (viele Raupen u.a. Larven, Fig. 225), im ersteren Fall von einer acrotremen, wenn das Hinterhauptsloch der Dorsalseite genähert (Fig. 40b), von einer mesotremen, wenn es weiter ventral gelegen ist (Fig. 40c).

1.5.2.8. Die **Verbindung zwischen Kopf und Thorax** übernimmt die **Halshaut**, die samt den in ihr enthaltenen Skleriten, den Cervicalia, als Abkömmling des hinteren Teils des Labialsegments und des vordersten Teils des Prothorax zu betrachten ist. Die Segmentgrenze läuft also, wie Fig. 45 zeigt, durch die Halshaut.



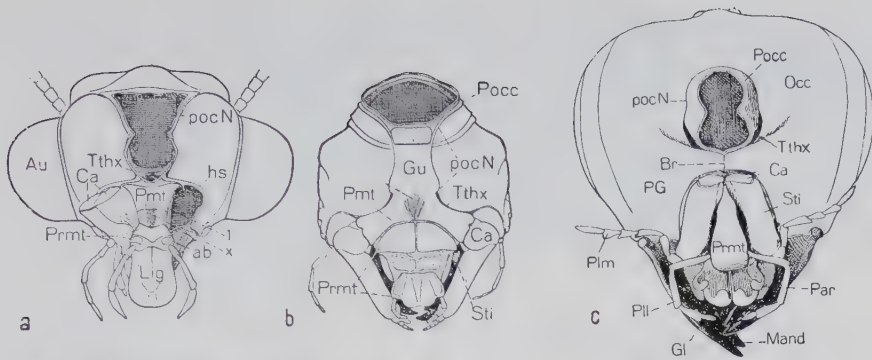


Fig. 40: Verschiedene Formen des Hinterhaupts.

a Offenes Hinterhaupt einer Myrmelionide (Planipennier). (Nach SNODGRASS). Rechte Maxille entfernt. b Geschlossenes Hinterhaupt der Larve von *Corydalus* (Megaloptere), mit Gula (Gu). (Nach SNODGRASS). c Geschlossenes Hinterhaupt von *Vespa* mit Postgenalbrücke (Br). ab = Abgegliedertes Sklerit, hs = Randnaht, Lig = Ligula; andere Abkürzungen s. Fig. 35 und 39.

Besonders regelmäßig kommen Laterocervicalia (Cerv) vor, paarige Sklerite, die vorn mit Fortsätzen des Postocciput, hinten mit pleuralen Teilen des Prothorax gelenkig verbunden sind (Fig. 45). Die Muskeln der Halsregion sind hauptsächlich Längsmuskeln zwischen den beiden ersten Thorax- und den beiden letzten Kopfsegmenten; sie bewegen den Kopf. Die Ausgestaltung und Beweglichkeit der Halsgegend stehen in Abhängigkeit von der Form des Hinterhauptslochs.

### 1.5.3. Der Thorax

Der Thorax (Bruststück), der Träger der Fortbewegungsorgane, entsteht in der Keimesentwicklung aus 3 Segmenten mit der entsprechenden Anzahl von Coelomsäckchen-, Gliedmaßenanlagen- und Ganglienpaaren. Die letzteren bleiben beim ausgebildeten Thorax erhalten, ebenso wie die deutliche **Gliederung in die 3 Segmente Pro-, Meso- und Metathorax**. Die Gliedmaßenanlagen ergeben die 3 Beinpaare, als sekundäre Bildungen kommen bei den Pterygoten im Meso- und Metathorax die 2 Flügelpaare hinzu.

1.5.3.1. Das **ungeflügelte Segment** entspricht weitgehend dem Grundschemata Fig. 31 und 33c. Das **Tergum** bildet als Notum eine ungegliederte Platte, deren Vorderrand die Antecosta (Ac) darstellt und deren Seitenränder überstehende Falten, die Paranota (ParN), bilden können. Bei Schaben, Wanzen und Käfern bilden sie den großen «Halsschild» (Fig. 215a), bei den Heuschrecken sind sie ventral gebogen und bedecken die Seiten des Prothorax (Fig. 182). In der Flankenhaut ist die ringförmige Coxa, das erste Beinsegment, eingelenkt, ursprünglich von einer Anzahl kleiner Sklerite umgeben, die im Lauf der Stammesgeschichte bei stärkerer Beanspruchung durch die Ausbildung kräftiger und langer Beine und der dadurch bedingten stärkeren Entwicklung der Coxa größer werden und immer mehr miteinander verschmelzen. Die Coxa wird bei ursprünglichen Insekten von einem oft halbringförmigen Pleurit, dem Trochantinopleurum (Fig. 41a, TtPl) mit einem pleuralen Gelenkkopf für die Coxalbasis umgeben. Zwischen ihm und dem

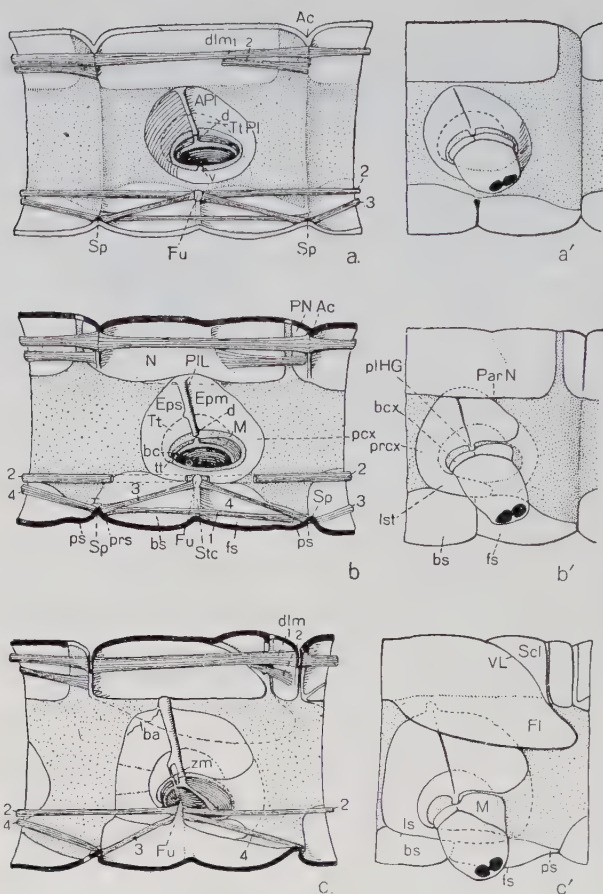


Fig. 41: Hypothetische Entwicklung des ungeflügelten (a-b) und geflügelten (a-b-c) Thoraxsegments. (Aus WEBER).

Linke Reihe wie Fig. 31 dargestellt, rechte Reihe Seitenansicht des hinteren Segmentteils. Von Muskeln sind nur die Längsmuskeln eingetragen, die ventralen (vlm) einfach mit Ziffern versehen. a schließt sich an Fig. 31c an, der ventrale Angelpunkt des Subcoxalgelenks ist noch erhalten. In b ist die Subcoxa ans primäre Sternum angeschlossen und der trochantinale (tt) an Stelle des ventralen (v) Angelpunkts aufgetreten. c sehr stark vereinfacht. Näheres s. Fig. 45. Abkürzungen s. Text.

Notum schiebt sich ein weiterer Pleurit, das Anapleurum (APL), ein (z.B. bei Collembolen, Plecopteren, Embiopteren). Bei den meisten Pterygoten verschmelzen diese Sklerite miteinander und vergrößern sich, um mehr oder weniger die ganze Seitenwand des Thorax einzunehmen und werden so zum **Pleurum**. Als Verstärkung entsteht auf seiner Innenseite die Pleuralleiste (Fig. 41b, PIL), die vom pleuralen Gelenkkopf (Fig. 41b', plHG) bis zum Dorsalrand des Pleurum zieht und außen als Pleuralnaht sichtbar ist. Sie teilt das Pleurum in das rostrale Episternit (Fig. 41b, Eps) und das kaudale Epimeron (Epm). Vom Episternit bleibt meistens eine Spange, der Trochantinus (Tt), der mit der Coxa ebenfalls durch einen Gelenkkopf (tt) verbunden ist, so daß diese in einem dikondylen Gelenk bewegt wird. Das ventrokaudal von der Coxa gelegene Pleurit, das Metacoxale, verschmilzt mit dem Primärsternum zum **sekundären Sternum** und wird dadurch zum Laterosternit. Das primäre Sternum ist nur schmal und liegt zwischen den Coxen. Seine seitliche Begrenzung wird durch die mitten im Segment entspringenden, als Muskelansätze dienenden Einstülpungen der Furcaäste gekennzeichnet, an deren Bildung sich auch das Metacoxale beteiligt (Fu). Sie sind innen miteinander durch

eine quer zur Körperachse verlaufende kutikulare Falte, die Sternacosta (Stc) verbunden. Sie ist außen als Naht sichtbar und trennt das meist größere rostrale Basisternum (Eusternum, bs) von dem kaudalen Furcasternum (Sternellum, fs). Beide können nach dem Pleurum hin Skleritbrücken bilden, eine Prä- und eine Postcoxalbrücke (Fig. 41b', prcx und Fig. 41b, pcx). Die Anticosta ist im sternalen Bereich nicht als durchgehende Intersegmentalfurche ausgebildet. Sie wird bis auf die Spina (Fig. 41b, Sp, Fig. 45, Sp1), eine unpaare, knopfförmige, als Muskelansatzstelle dienende Einstülpung, reduziert. Post-, Prä- oder Intersternite können in der in Fig. 31c (zwischen w und f, pr St und iSt) angedeuteten Weise im Bezirk der Segmentgrenze abgegliedert werden. Das die Spina tragende Intersternit wird Spinasternum bezeichnet.

Die klassischen Insektenmorphologen haben die auf ontogenetische Beobachtungen fußende Auffassung vertreten, daß die Seitenwand des Segments und vielleicht auch ein Teil des Sternums aus dem Material eines proximal der Coxa liegenden weiteren Extremitätengliedes, der postulierten, aber nie in ihrer Existenz einwandfrei nachgewiesenen Subcoxa (Anapleura + Trochantinopleura + Metacoxale) entstünde, indem ihr dorsaler Teil zur Pleura umgebildet werde und ihr ventraler Teil unter Verflachung mit dem Sternum verschmelze. Die vergleichende Betrachtung der beintragenden Segmente der Chilopoden läßt allerdings die Richtigkeit dieser auf HEYMONS zurückgehenden »Subcoxaltheorie« stark bezweifeln, weil hier sehr deutlich gezeigt wird, daß die Coxa bei ursprünglicheren Gruppen sehr schwach ausgebildet ist und erst bei stärkerer Beanspruchung der Beine sich so entwickelt, daß sie mit derjenigen der meisten Insekten vergleichbar wird. Das vorhergehende Vorhandensein einer Subcoxa kann hier niemals angenommen werden.

Die Gliederung des Beins ist im typischen Fall die in Fig. 33d dargestellte, d.h. es folgen Coxa (Hüfte, Cx), Trochanter (Schenkelring, Tr), Femur (Schenkel, Fe), Tibia (Schiene, Ti), Tarsus (Fuß, Ta) und Praetarsus (Pta) aufeinander (Fig. 42a).

Die primären und sekundären **Gelenke** sind also vollzählig vorhanden und erlauben als Scharniergelenke eine weitgehende Bewegung der Glieder in einer Ebene, die zu einer Hebung des Rumpfs, zu einer Abstoßung von der Unterlage führen kann. Fehlen können das Trochanterfemurgelenk und das Tibiotarsalgelenk, dafür treten in fast allen anderen Fällen tertiäre Gelenke innerhalb des Tarsus auf, die diesen in bis zu fünf Glieder zerlegen.

Zum Basalglied des Beins ist die **Coxa** geworden, die um die oben genannten Angelpunkte eine Vor-Rückwärtsschwingung ausführen kann und damit aus der Bewegung des freien Beinteils die Schub- und Zugbewegung macht. Nahe dem Seitenrand der Coxa läuft eine Innenleiste, die vor dem pleuralen Gelenk ein streifenförmiges Basicoxale (bcx), dahinter ein ebensolches Meron (M) abgliedert.

Das Endglied, der **Praetarsus** (Fig. 42 b, c), besteht entweder aus einer einzelnen oder einem Paar von Klauen (Krallen, Ungues, Kr). Im letzteren Fall kommt gewöhnlich noch ein unpaarer, größtenteils weichhäutiger Haftlappen, das Arolium (Ar), hinzu, das an der Rückenseite des letzten Tarsenglieds wie die Klauen beweglich ansitzt und mit diesen zusammen durch eine sohlenseitige Zugplatte (Unguitractor, Utr) bewegt wird, an der die Sehne des Krallenbeugers (Flexor praetarsi) angreift. Außer dem Arolium oder an seiner Stelle können paarige Pulvillen (Pv) an den Krallenbasen oder ein unpaares Empodium (Emp) als Fortsatz der Streckplatte vorkommen. Auch bei diesen handelt es sich um Haftvorrichtungen, die durch die einfache Adhäsionswirkung flächiger, durch Drüsensekrete angefeuchteter oder eingefetteter, aus Polstermembranen bestehenden Gebilde auf glatter oder steiler Unterlage die Krallen unterstützen. Dasselbe gilt von den knopf- oder spatelförmigen Haaren, die vielfach die eigentlichen Haftapparate er-

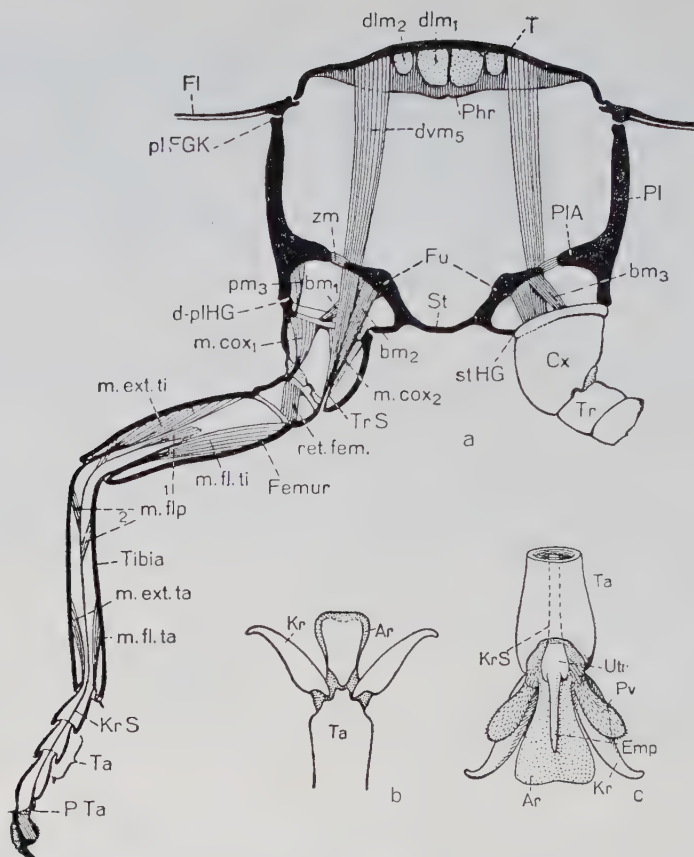


Fig. 42: a Querschnitt durch ein geflügeltes Thoraxsegment, Schema; Bein längs getroffen (gleich entwickelt wie beim ungeflügelten Segment). b Beinspitze (Praetarsus) mit 2 Klauen (Kr) und Arolium (Ar) von der Rückseite. c hypothetisch konstruierte Beinspitze, von der Sohlenseite gesehen, die verschiedenen prätersalen Haftvorrichtungen zeigend. Abkürzungen s. Text (a aus WEBER).

setzen (Fig. 9e, f) und von den Euplantulae, den Haftballen, die an der Sohlenseite des Tarsus auftreten (Fig. 182 a).

Auch bei der **Muskulatur** ist der Grundplan des Segments trotz mannigfacher Abänderungen deutlich erkennbar (Fig. 31, 33, 41, 42 a, 45). Die dorsalen Längsmuskeln gliedern lediglich einen lateralen Zug ab (dlm<sub>2</sub>, Fig. 41), der die vordere Antecosta nicht erreicht; die ventralen Längsmuskeln bilden drei Züge aus, deren erster, ursprünglicher, meist geschwunden ist (vlm<sub>1</sub>, Fig. 41 b, 1), deren zweiter von Furca zu Furca zieht (2), während der dritte von einer Spina zur Furca (3) und von da zur folgenden Spina läuft (4). Der vom Tergum zum Sternum ziehende Dorsoventralmuskel bleibt bestehen (Fig. 31 c, 33 c, dvm<sub>1</sub>), dicht hinter ihm entspringen vom Notum fünf Muskelzüge, die ebenfalls als Dorsoventralmuskeln bezeichnet werden (dvm<sub>2-6</sub>), obwohl sie teilweise am Bein angreifen und durchweg als Abkömmlinge der Muskeln 1 (dvm<sub>2,3,4</sub>) 2 (dvm<sub>5</sub>) und 5 (dvm<sub>6</sub>) des Grundschemas primäre Beinmuskeln sind. Auch funktionell bleiben sie z. T. solche, wie dvm<sub>3</sub>, der am Trochantinus, dvm<sub>4</sub>, der am Basicoxale, dvm<sub>5</sub>, der am Meron



angreift, und  $dvm_5$ , der zu einer Einstülpung des medialen Trochanterrands, der Trochantersehne, geht und den Trochanterofemur senkt, zusammen mit zwei Muskeln, deren einer ein reiner Coxalmuskel (Fig. 42 a,  $m.cox_2$ ) und Abkömmling des Muskels 6 des Grundschemas ist, während der andere, ein sternaler Beinmuskel ( $bm_2$ ), von der Furca ausgeht. Ebenda entspringen auch die anderen beiden sternalen Beinmuskeln ( $bm_1$  und  $bm_2$ ), die als Abkömmlinge der Muskeln 3 und 4 des Grundschemas (Fig. 33 c) zum Vorder- und Hinterrand der Coxa gehen und diese zusammen mit  $dvm_4$  und  $dvm_6$  vor- und rückwärts bewegen. Unsicher ist die Herkunft der Pleuralmuskeln ( $pm$ ), deren es episternale und epimerale gibt und die ihre Ausgestaltung beim geflügelten Segment erfahren. Unter den Eigenmuskeln des Beins (Fig. 42 a) ist der Heber des Trochanterofemur ( $m.cox_1$ ), der Antagonist der an der Trochantersehne angreifenden Muskeln und Abkömmling von Muskel 7. Im übrigen ist die Muskulatur wie in Fig. 33 d: ein Strecker (Extensor, Fig. 42 c,  $m.ext.ti$ ) und ein stärkerer Beuger (Flexor) der Tibia ( $fl.ti$ ) bedienen das Kniegelenk; Strecker und Beuger des Tarsus ( $ext.ta.$ ,  $fl.ta$ ) sind vorhanden und ein Beuger des Praetarsus ( $m.fl.p.$ ) entspringt mit mehreren Köpfen im Femur und der Tibia und endet mit der langen Krallensehne an der Zugplatte. Ein Remotor des Femur ( $ret.fem$ ) liegt im Trochanter und vermag das erstere etwas um den letzteren zu schwenken. Ein Zwischenmuskel ( $zm$ ) verbindet Furca und Pleuralarm.

Mehr oder minder starke Abänderungen des Segments samt der Muskulatur kommen im Zusammenhang mit der Umwandlung mancher Beinpaare in Sprungbeine, Klammerbeine, Ruderbeine, Grabbeine, Raubbeine usw. zustande (s. S. 349 und S. 415 ff.).

1.5.3.2. Im **geflügelten Segment** entwickeln sich durch außerordentliche Vergrößerung und Abplattung der Paranota die **Flügel**. Diese sind also doppelwandige, als Hautausstülpungen entstandene taschenförmige Anhänge des Notums; in ihren Hohlraum setzt sich die Leibeshöhle fort.

Die Grundform der Flügelfläche geht aus Fig. 43 hervor, welche auch die für die Systematik besonders bedeutsamen Flügeladern zeigt. In der Ontogenie entstehen im typischen Fall auf der Grundlage der Verzweigungen zweier in die Flügelanlage eindringender, von der Beintrachee kommender Tracheenstämme die Längsadern, die den Flügel von der Wurzel nach dem Rand durchsetzen und deren Verzweigungen aus Fig. 43 ersichtlich sind:

Nach neuerer Anschauung (HAMILTON) sind die ersten drei normalerweise unverzweigten Längsadern als Costa, Subcosta (bisweilen gegabelt), Radius und die folgenden gegabelten Adern Sector (S) (alte Bezeichnung wie in Fig. 43  $Rs$ =Radiussector), der an der Basis mit R verschmolzen sein kann, mit 4 Ästen (Fig. 43, 2–5), Media mit 4 Ästen ( $M_{1-4}$ ) und Cubitus mit 2 Ästen, wovon der erste gegabelt sein kann (Fig. 43, Cu und 3) zu bezeichnen, dann folgen die Plicalader (alte Bezeichnung Postcubitus, Fig. 43,  $PCu_4$ ), die bisher noch nie benannte Empusalader (Fig. 43, gestrichelt zwischen PCu und  $An_1$ ) und die Analadern ( $An_{1-5}$  + Ju, wenn vorhanden).

Die 3 Flügelfelder sind gegeneinander beweglich, wenigstens bei Formen, die die Flügel in der Ruhe rückwärts legen, wobei das Analfeld sich in der Regel faltet.

Die echten Queradern haben sich aus einem unregelmäßigen Zwischengeäder (Archaedictyon) herausgegliedert und werden nicht von Tracheen vorgebildet. Die Bezeichnung und die Lage ergeben sich aus Fig. 43. Die von den Adern begrenzten Flügelzellen werden nach den vor ihnen liegenden Längsadern benannt, wobei distale und proximale Zellen unterschieden werden. Die Zelle  $R_1$  in Fig. 43 ist also z.B. eine distale  $R_1$ -Zelle.

Mit der Ausbildung des Flügels ändert sich in erster Linie das **Tergum** (Fig. 41, 43, 45). Sein hinterer Teil, der beim ungeflügelten Segment ganz membranös oder

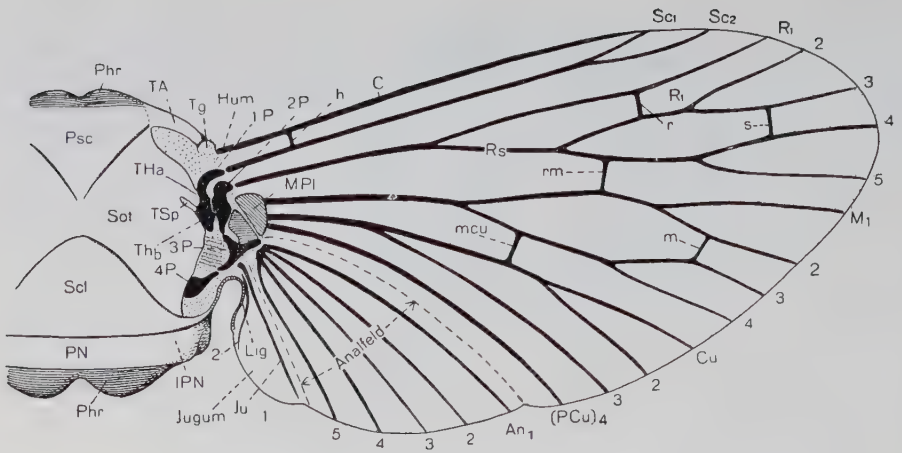


Fig. 43: Grundschemata des Tergums des geflügelten Segments und des Flügels mit seinem Gelenk und seinen Adern.

Hum = Humeralsklerit, Rs = Sector Radii. Queradern: h = Humeralquerader, m = Medialquerader, mCu = Medicubitalader, r = Radialquerader, rm = Radiomedialader, s = Sectorquerader; Andere Abkürzungen im Text.

C = Costa (Costalader)	} liegen im Costalfeld	} oder	} und werden vom vorderen	} beide Stämme können auch zu einem Bogen vereinigt sein (Fig. 89b).
Sc = Subcosta (Subcostalader)				
R = Radius (Radialader)	} im Analfeld	} oder	} vom hinteren Tracheenstamm aus vorgebildet	
M = Media (Medialader)				
Cu = Cubitus (Cubitalader) mit Postcubitus	} im Jugum	} oder	} Die einzelnen Zweige der Längsadern werden durch-	
An = Anales (Analadern)				
J = Jugales (Jugaladern, können fehlen und sind vielleicht nur sekundär vom Analfeld abgegliedert)				

z. T. als Praetergit dem folgenden Segment angeschlossen ist (Fig. 41 b, b'), wird zum Postnotum (PN), das mit dem vorderen Teil, dem Notum, durch Syndese oder schmale Membran oder Verwachsung verbunden ist und an dessen hinterem Rand sich aus der Antecosta heraus das zweilappige, eingefaltete Phragma (Phr, intersegmental, s. Fig. 41 c, 45) bildet. Mit seinem seitlichen Teil, dem Lateropostnotum (IPN), geht das Postnotum hinter dem Flügel zum Epimerum hinab und stützt sich auf dieses. Vorn entspricht dieser Stütze der Tergalarml (TA), der vom Vorderrand des Notums zum Episternum geht. Von den Wurzeln der Tergalarml nach rückwärts und nach der Mitte geht ein Paar von Parapsidalleisten (Pps, Außennähte), die das Praescutum (Psc) vom Scutum (Sct) abgliedern. Die hintere Grenze des letzteren gegen das dreieckige Scutellum (Scl) bildet die V-Leiste (-Naht, VL), die die hintere Grenze des Scutellums eine quere Leiste, die an den Seiten durch die Flügelgelenke mit den Hinterrändern der Flügel verbunden ist. Die Flügel sind also rein notale Bildungen; das Postnotum hat nichts mit ihnen zu tun.

Am freien Seitenrand des Scutums liegt der **tergale Teil des Flügelgelenks** (Fig. 43), bestehend aus dem vorderen und hinteren Tergalhebel (TH<sub>a</sub>, b), zwischen die sich ein abgegliedertes Gelenkstück, das vordere Tergalgelenkstück oder Pterale 1 (1 P), in den Tergalspalt TSp hineinschiebt. Es steht in Gelenkverbindung mit der Subcostalader und dem Mittelgelenkstück (Pterale 2, 2 P), das aus der Flügelfläche herausgegliedert ist und mit der Wurzel des Radius sowie dem Analgelenkstück (Pterale 3, 3 P) artikuliert, das, ebenso wie P2 und die Vermittlungsplatte MPL, als Abkömmling der Flügelfläche doppelschichtig ist und das, mit den Analadern gelenkig verbunden und durch einen Pleuralmuskel beweglich, das Analfeld beherrscht. Seine Verbindung mit dem Tergum stellt das hintere Tergalgelenkstück (Pterale 4, 4 P) her, das am Scutum mit breiter Fläche ansitzt und zuweilen mit ihm als hinterer Gelenkfortsatz verwachsen ist. Im Humeralwinkel des Flügels (Hum) sitzt als ein kleines, mit einem Muskel versehenes Polster die Tegula (Tg).

Das **Pleurum** ist noch deutlicher als beim ungeflügelten Segment der Seitenwand eingegliedert und mit dem Sternum zum Sternopleuralbezirk verschmolzen (Fig. 41c, 45). Die Pleuralleiste ist über den Dorsalrand hinaus durchgeführt und bildet hier den pleuralen Flügelgelenkkopf (plFGK), auf dem das Mittelgelenkstück des Flügels ruht. Diese Gelenkstelle liegt weiter seitlich als der tergale Teil des Flügelgelenks (Fig. 42a, 44), jede Senkung und Hebung des Notums muß daher die Stellung der Flügelfläche verändern.

Vor und hinter dem Flügelgelenkkopf werden aus dem Episternalrand bzw. den über dem Epimerum gelegenen Membranen **pleurale Flügelgelenkstücke**, die Basalaria (basa<sub>1</sub> und basa<sub>2</sub>), bzw. das Subalare (suba) herausgebildet (Fig. 45).

Das **Sternum** bleibt zunächst unverändert, doch kommt es oft zu einer medianen Einfaltung des Primärsternits, durch die diese in einen innenskelettalen Längsgrat (Sternalgrat) verwandelt wird. Diese Erscheinung wird als Cryptosternie bezeichnet, sie bringt eine Erhebung der Furcaäste auf die gemeinsame Basis des Sternalgrats und eine gegenseitige Annäherung der Coxen mit sich.

Die **Muskulatur** bleibt morphologisch ziemlich unverändert, abgesehen von den Pleuralmuskeln (pm), deren Herkunft unsicher ist und die als episternale und epimerale Muskeln (pm<sub>1,2,3</sub> bzw. 4) vom Pleurum oder dem Hüftrand nach dem Flügelgelenk (Pterale 3, Basalaria Subalare) gehen und durch Verstellung des Flügelgelenks bei einigen primitiveren Insekten (z. B. Heuschrecken) als **direkte Flügelheber und -senker** (Fig. 44c, d) bzw. bei den meisten Insekten (z. B. Hautflügler und Zweiflügler) nur als Vor- und Rückbringer des Flügels und durch Verstellung seiner Neigung als **Steuermuskeln** dienen. Auch vom Tergum gehen solche Muskeln an das Gelenk. Im einzelnen sind die direkten Flügelmuskeln sehr kompliziert und in allen Insektenordnungen etwas anders gebaut. Dazu kommen bei den meisten Insekten die **indirekten Flugmuskeln**, die die Wölbung des Tergums und damit (s. oben) die Flügelstellung verändern (Fig. 44a, b). Die Dorsoventralmuskeln sind jetzt Flügelheber, sie flachen das vorn und hinten gestützte Tergum ab, wobei sie vom lateralen dorsalen Längsmuskel (dlm<sub>2</sub>), der vom Phragma zur V-Leiste oder zum hinteren Teil des Scutums zieht, unterstützt werden (Fig. 45). Ihnen entgegen wirken als Flügelsenker die medialen dorsalen Längsmuskeln dlm<sub>3</sub>, die von Phragma zu Phragma ziehen und das Tergum hochwölben. V-Leiste und Parapsiden vereinigen die Wirkung der indirekten Muskeln auf den mittleren Teil des Tergums, also die Gegend des Flügelgelenks, dessen besonderer Bau eine bedeutende Schwingungsgröße ergibt, trotz der nur geringen Veränderung der Wölbung des Tergums, zu deren Herbeiführung minimale Kontraktionen der beteiligten Muskeln ausreichen (S. 43). Die Ausbildung der Flugmuskulatur im Meso- und Metathorax bestimmt das Größenverhältnis dieser Brustsegmente zueinander (Fig. 171 a, 173 a, 184, 201, 202, 207, 211, 222).

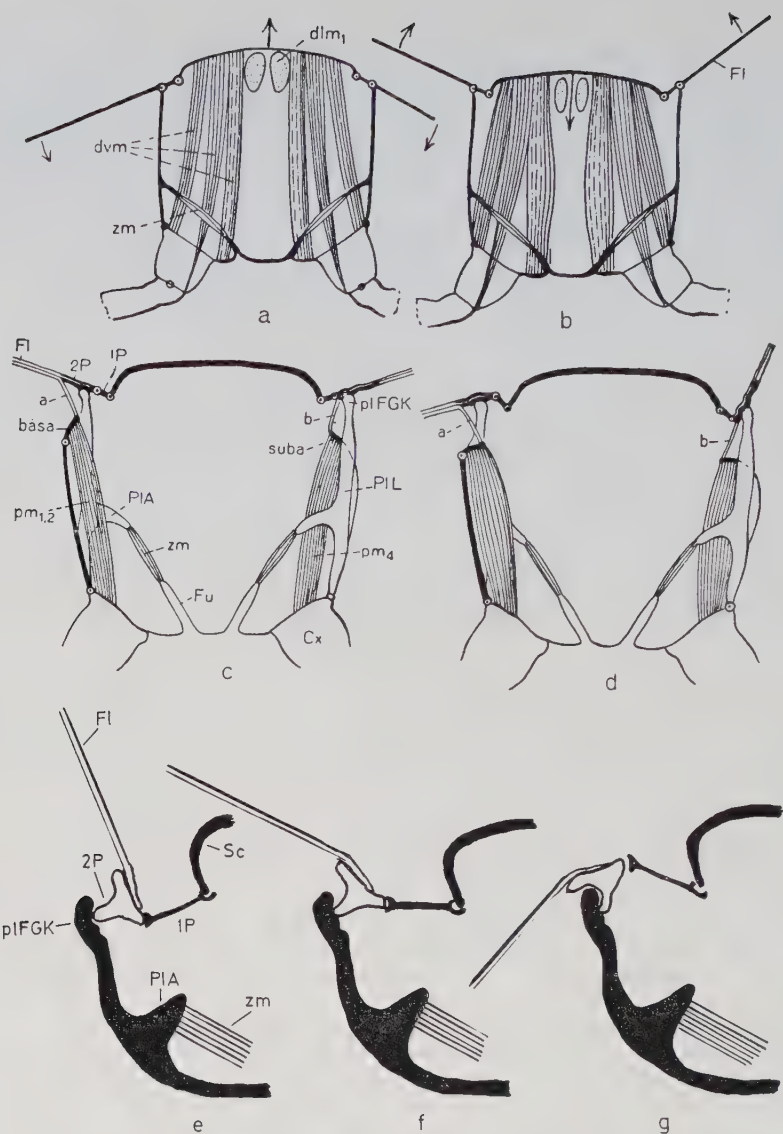


Fig. 44: Die Tätigkeit der Flugmuskulatur. a, b = indirekte, c, d = direkte Flugmuskeln. Gelenke als kleine Kreise dargestellt, e-g Schema des Flügelschnappgelenks am Mesothorax, e mit gehobenen Flügeln, f in unstabiler Lage, g mit gesenkten Flügeln (e-g nach NACHTIGALL).

a Flügel (Fl) werden durch Kontraktion der dorsalen Längsmuskeln  $dlm_1$  gesenkt. b durch Kontraktion der Dorsoventralmuskeln  $dvm$  gehoben. In c und d sind links die episternalen Pleuralmuskeln  $pm_{1,2}$ , die direkten Flügelsenker, rechts der epimerale direkte Heber  $pm_4$  dargestellt. c zeigt die Muskeln in Erschlaffung, d in maximaler Kontraktion. Die Figur zeigt gleichzeitig in schematisch übertriebener Weise, wie die direkten Flugmuskeln dank der Gelenkverbindung zwischen Pterale 1 und 2 (1 P, 2 P) unabhängig von der Stellung des Tergums, also den indirekten Muskeln arbeiten können. PIA = Fortsatz des Pleurons, plFGK = pleuraler Flügelgelenkkopf, Sc = Scutum, zm = Zwischenmuskel. Andere Abkürzungen vgl. auch Fig. 42, 43, 45.



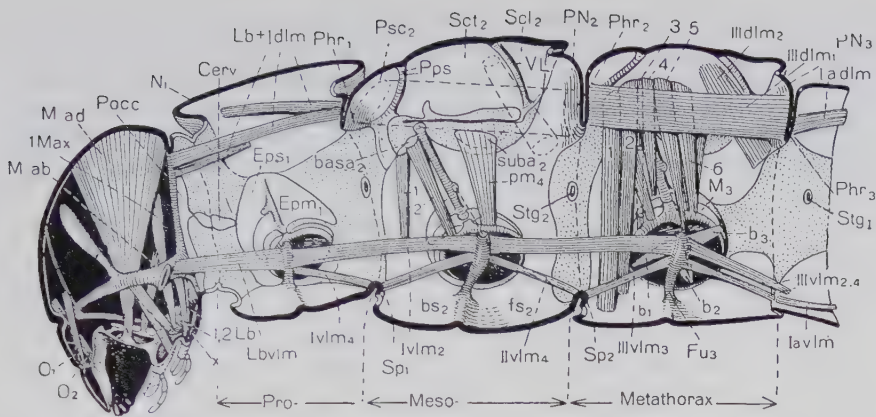


Fig. 45: Grundschemata des Thorax (rechte Hälfte), Kopf nach Entfernung des Darms und Hypopharynx mit dargestellt. Membranen punktiert, Sklerite im Thorax weiß, Innenfläche des Kopfes und der Coxen schwarz, innenskelettale Teile querschraffiert, angeschnittene Sklerite schwarz, Membranen weiß, Segmentgrenzen gestrichelt. Zum Kopf vgl. Fig. 35c.

Im Mesothorax sind die Pleuralmuskeln  $pm_1$  und  $pm_2$ , im Metathorax die Dorsoventralmuskeln ( $dvm$ ) einfach mit Ziffern, die sternalen Beinmuskeln ( $bm$ ) im Metathorax mit  $b_1$ – $b_2$  bezeichnet. Die Zugehörigkeit zu einem Thoraxsegment ist bei Muskeln mit I, II, III, zum 1. Abdominal- oder zum Labialsegment mit Ia oder Lb vor der Bezeichnung ausgedrückt (II vlm<sub>2</sub>), bei Skleriten durch arabische Ziffern, z.B.  $N_1$  = Pronotum,  $Scl_2$  = Mesoscutellum. 1, 2 Lb, x = Labialmuskeln, 1 Max (und die beiden vom Tentorium zum Cardo bzw. zum Stipes laufenden nicht bezeichneten Muskeln) = Maxillarmuskeln, M ab, M ad = Ab- und Adduktor der Mandibel,  $O_1$ ,  $O_2$  = Oberlippenmuskeln. Näheres über diese und die übrigen Abkürzungen s. Text und die vorhergehenden Figuren.

**1.5.3.3. Fortbewegung auf dem Boden und in der Luft.** Eine Vorstellung vom ursprünglichen Bau des ganzen Thorax gibt Fig. 45. Der Prothorax, der zweifellos trotz der vergrößerten Proparapota mancher Palaeodictyopteren (Fig. 164) niemals Flügel besessen hat, entspricht dem Grundschemata des ungeflügelten Segments, sein Notum (Pronotum,  $N_1$ ) ist als großes, ungeteiltes Halsschild entwickelt (s. auch Fig. 3 und 4); der hintere Teil des Tergums ist als Praetergit dem folgenden Mesotergum angeschlossen, dessen Antecosta zum Mesopraephragma ( $Phr_1$ ) ausgebildet ist. Dieses ist nach vorn gewölbt, während das 2. Phragma ( $Phr_2$ ) dem Meso- und Metatergum gemeinsam und dementsprechend eben ist. Es kann mit dem folgenden Tergum verschmolzen bleiben oder durch schmale Membran von ihm getrennt sein, wie das in der Regel beim Meta(post)phragma ( $Phr_2$ ) der Fall ist, das nach hinten gewölbt ist. Vom Mesopraephragma gehen die dorsalen Kopfheber (Lb + Idlm) an die Postoccipitalleiste, ebenso wie die Kopfsenker (Lbvim) von der Profurca zum Tentorium. Während die 3 Terga etwa gleich groß sind, ist der Sternopleuralbezirk im Prothorax kleiner als in den beiden flügeltragenden Segmenten, die man auch als **Pterothorax** zusammenfaßt. Das rührt hauptsächlich von einer geringeren Entwicklung des Propleurum ( $Eps_1$  +  $Epm_1$ ) her, das seine Herkunft von der Subcoxa noch deutlicher erkennen läßt. Zwischen Pro- und Meso-, bzw. zwischen Meso- und Metasternum liegt eine Spina ( $Sp_1$ ,  $Sp_2$ ), am Hinterrand des Metasternums fehlt sie stets. Daß die Ränder der aufeinanderfolgenden Segmente

sich dorsal und ventral in verschiedener Weise übereinanderschieben, geht ebenso aus der Figur hervor, wie die intersegmentale, seitliche Lage der beiden thorakalen Stigmenpaare (Stg<sub>1</sub> nicht beschriftet, Stg<sub>2</sub>). Die Beine nehmen nach hinten an Länge zu, das Vorderbein, hauptsächlich nach vorn gestellt, wirkt bei der Fortbewegung als Zugbein, die Mittel- und Hinterbeine als Schubbeine, alle 3 Beinpaare tragen den Körper vom Boden erhoben und können ihn durch Bewegungen im Hüft- und Kniegelenk weiter heben oder senken.

Die ursprüngliche Form der Fortbewegung auf dem Boden ist ein Schreiten (Lauf), wobei im typischen Fall und unter normalen Verhältnissen (s. S. 136) jeweils das Mittelbein der einen Seite zugleich mit dem Vorder- und Hinterbein der entgegengesetzten Seite im Subcoxalgelenk vorgeschwungen wird, während die 3 anderen Beine sich auf den Boden stützen und den Zug bzw. Schub, hauptsächlich im Hüft- und Kniegelenk, ausüben. Es kommt so eine leichte Zickzackbewegung zustande, die im ganzen geradeaus führt (Fig. 46).

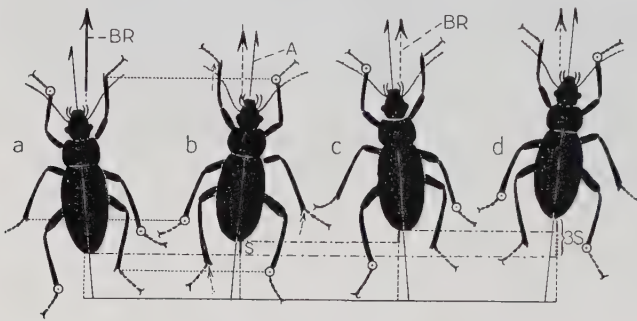


Fig. 46: Schreitbewegung eines Insekts (Carabide) in vier Phasen dargestellt. Durch Kreischen sind jeweils die drei dem Boden fest aufstehenden Beine gekennzeichnet, die anderen drei haben im Vorschwingen die jeweils vorderste Stellung erreicht und fassen eben Fuß.

A = Achse, BR = Bewegungsrichtung, s = die Strecke, um die das Tier mit je einem «Schritt» vorwärts kommt. Das Wackeln der Achse bei der Fortbewegung schematisch übertrieben.

Für festen Halt am Boden sorgt der Praetarsus, zusammen mit dem Tarsus, wenn dieser der Unterlage mit aufliegt. Im letzteren Fall wirken meist Sporne mit, d. h. besonders starke Borsten des Tibienendes. Die Möglichkeit der Bewegung auf sehr glattem, steil ansteigendem oder gar überhängendem Boden hängt von der Beschaffenheit der Klauen und dem Vorhandensein von Haftvorrichtungen ab. Für das Klettern an dünnen Gegenständen sind stark beugbare Tarsen oder Klauen Voraussetzung.

Die beiden Flügelpaare sind beim ursprünglichen Thorax einander gleich, höchstens ist das Analfeld beim Hinterflügel etwas größer und reicher gädert.

Manche Pterygoten (Ephemeropteren, Odonaten) sind starrflügelig, d. h. ihre Flügelgelenke sind etwas einfacher gebaut als oben (Fig. 43) dargestellt wurde, insbesondere geht das Mittelgelenkstück ohne Gelenk in den Radius über. Hier können, und das ist möglicherweise überhaupt das primitive Verhalten (S. 286), die Flügel nicht nach rückwärts auf oder an den Hinterleib gelegt werden, wie das bei den allermeisten Formen nach dem Flug durch Einwirkung hinterer Pleuralmuskeln (vor allem pm<sub>4</sub>) auf das Flügelgelenk geschieht. Dabei werden Costalfeld, Analfeld und Jugum gegeneinander geknickt und das Analfeld fächerartig gefaltet. Beim Vorbringen des Flügels (durch pm<sub>1-3</sub>) wird dieser selbsttätig wieder ausgebreitet.

Entsprechend dem verschiedenen Bau der Flugorgane kann man bei den Insekten prinzipiell zwei Typen der **Flugmechanik** unterscheiden. Der primitive synchrone Typ, der bei den Heuschrecken vorkommt, ist für große Tiere mit langen Flügeln geeignet. Er verfügt nur über eine geringe Flügelschlagfrequenz von maximal bis zu 20 Hertz (Hz = Schwingungen in einer Sekunde). Die Bewegung der Flügel erfolgt durch direkte Flugmuskeln (Fig. 44c, d). Die Flügel sind durch ein einfaches Gelenksystem mit dem Thorax verbunden. Vom Zentralnervensystem erfolgt synchron mit jedem Flügelschlag ein Impuls auf die Flugmuskeln der rechten und linken Seite, dabei trifft immer ein Impuls bei einem Flügelschlag ein, so daß also zwischen Impuls und Flügelschlag eine Korrelation von 1:1 besteht. Da es zwei Muskelsysteme gibt, Auf- und Abschlagnuskeln, muß das Zentralnervensystem abwechselnd die einen und die anderen Muskeln mit einem Impuls versehen. Es findet also eine phasische Steuerung der Muskulatur statt und die Flügelschlagrhythmik ist eine neurogene. Erfolgen die Impulse des Zentralnervensystems auf der rechten und linken Seite nicht gleichzeitig, so ist der Flügelschlag auf der rechten und linken Seite verschieden und das Insekt fliegt eine Kurve. Hier sind also die Antriebskraft zum Flug und die Steuerung der Flugbahn das gleiche System.

Bei den meisten Insekten (vor allem bei Hymenopteren und Dipteren) ist der asynchrone Typ verwirklicht. Es handelt sich dabei um relativ kleine Insekten mit kurzen Flügeln und einer hohen Flügelschlagfrequenz zwischen 150 und über 1000 Hz. Die Flügelschläge werden durch indirekte Flugmuskeln (Fig. 44a, b) herbeigeführt, die das Scutum bewegen, dessen Veränderungen durch ein bistabiles Gelenksystem mit einem Klickmechanismus auf die Flügel übertragen werden. Sie haben zwei stabile Lagen: Flügel ganz oben – Flügel ganz unten. Dazwischen liegt ein kritischer, instabiler Punkt. Überschreitet ihn der Flügel beim Auf- bzw. Abschlag, so kippt der Flügel mit einem feinen Klick schlagartig ganz nach oben bzw. ganz nach unten. Dieser Klickmechanismus liegt zwischen dem Seitenrand des Scutums und dem pleuralen Flügelgelenkkopf (Fig. 42a, plFGK, 44e–g). Er wird von dem dreikantigen Pterale 2 (2 P) und dem Pterale 1 (= Parascutum, 1 P) gebildet, die durch ein Schnappgelenk miteinander verbunden sind. Auf dem Pterale 2 sitzt der Flügel mit der Basis seiner kräftigen Radialader fest. In der instabilen Lage (Fig. 44f) liegen Pterale 1 und 2 in einer Linie und der Flügel steht mehr oder weniger waagrecht ab. An einem inneren Fortsatz des Pleuron sitzt der kleine Zwischenmuskel, *Musculus mesapodema furcalis*, (Fig. 44zm) an und zieht zur Furka (Fu). Bei Flugbeginn kontrahiert er sich. Dadurch wird die Pleuralwand etwas nach innen gezogen und in dieser Lage festgehalten, wodurch das Schnappgelenk gespannt wird. Jetzt erst ist es arbeitsfähig. Erfolgt nun ein kleiner Druck nach unten, der dadurch entsteht, daß durch die Kontraktion der Dorsoventralmuskeln das Scutum nach unten gezogen wird und der dadurch entstehende Druck durch ein Hebelsystem der Thoraxspangen auf das Gelenk übertragen wird, so klappt es plötzlich bis zum Anschlag nach unten zusammen und der Flügel wird hochgerissen (Fig. 44e). Wird darauf das Schnappgelenk wieder durch einen Druck der indirekten Flugmuskeln nach oben gehoben, so nimmt es zunächst wieder die gerade Lage (Fig. 44f) ein und knickt dann bei anhaltendem Druck plötzlich nach oben durch, und der Flügel schlägt nach unten (Fig. 44g). Die mächtigen Flugmuskeln können nur arbeiten, wenn durch die Kontraktion des Zwischenmuskels die Pleuralwand angezogen und dadurch das Schnappgelenk gespannt ist. Die vom Zentralnervensystem ausgehenden Impulse für die Flugmuskulatur erfolgen vollkommen unabhängig von der Flügelschlagrhythmik, es findet also keine phasische Steuerung statt,



und es besteht keine Korrelation zwischen Impuls und Flügelschlag, sondern der gegenseitige Rhythmus verschiebt sich ständig. Durch den ersten vom Zentralnervensystem ausgehenden Impuls wird das aus Flugmuskulatur und dem bistabilen Gelenksystem mit dem Klickmechanismus bestehende System zu Schwingungen angeregt, die dann aus eigener Energie heraus eine Zeitlang weitergehen. Dies ist möglich, weil sich die indirekten Flugmuskeln kontrahieren, wenn an ihnen kurz und kräftig gezogen wird. Das ganze System wirkt dann etwa folgendermaßen: Durch die vom Impuls eingeleitete Kontraktion der kräftigen Dorsoventralmuskeln, die vom Scutum zur Coxa ziehen und direkt vom Gehirn mit einem dicken Nerven versorgt werden, werden die Mittelbeine nach unten geworfen, wodurch der Körper mit bemerkenswerter Anfangsgeschwindigkeit in die Luft katapultiert wird. Gleichzeitig wird das Scutum etwas angezogen; dadurch werden die Längsmuskeln ruckartig gedehnt, wodurch sie zur Kontraktion veranlaßt werden. Dadurch bewegen sich nicht nur die Flügel nach unten, sondern der Klickmechanismus wird auch gespannt und die Dorsoventralmuskeln gedehnt. Beim Umschnappen des Klickmechanismus werden die Flügel nach unten gerissen und der ganze Thorax erhält einen heftigen Ruck, der sich auf die gedehnten Dorsoventralmuskeln überträgt und sie zur Kontraktion veranlaßt. Sie ziehen sich also nicht auf einen Nervenimpuls zusammen, sondern auf einen von den Muskeln ausgehenden Zug. Durch ihre Kontraktion beginnen die Flügel sich zu heben, der Klickmechanismus wird wieder gespannt und schnappt jetzt nach der anderen Seite um, und die Flügel werden plötzlich nach oben gerissen, gleichzeitig werden aber auch die Längsmuskeln wieder gedehnt und durch den Ruck, den der Thorax auch jetzt wieder erhält, zur Kontraktion bewegt. Es regt also die eine Muskelpartie immer wieder neu ihre Antagonisten selbst zur Kontraktion an. Die Flügelschlagrythmik ist also myogen. Durch Reibung, Wärme und Luftwiderstand, den die Flügel zu überwinden haben, wird allerdings Energie verbraucht, weshalb die gegenseitige Reizung der Muskeln allmählich aufhören würde, wenn nicht von Zeit zu Zeit vom Zentralnervensystem ausgehende Impulse für neue Energielieferung der Muskeln sorgen würden. Doch sind diese Impulse vollkommen unabhängig vom Flügelschlagrhythmus. Sie müssen nur rechtzeitig vor dem Verbrauch aller Energie erfolgen. Da bei diesem Typ die Flügel beider Seiten immer synchron schwingen müssen, ist eine Steuerung des Fluges durch die indirekten Flugmuskeln nicht möglich. Sie wird hier durch die von besonderen Impulsen des Zentralnervensystems abhängigen zahlreichen kleinen, an den Flügeln direkt ansetzenden Stellmuskeln bewirkt, ohne daß dabei die Schwingungen der Flügel verändert werden. Ein Stellmuskel ( $pm_4$ ) kann sogar auch einen Flügel nach hinten drehen und dadurch zeitweilig ganz außer Tätigkeit setzen. Hier sind also Flugantrieb und Flugsteuerung zwei vollkommen getrennte und selbstständig arbeitende Systeme.

Bei den Libellen sind beide Typen miteinander kombiniert. Das Heben der Flügel erfolgt durch indirekte Flugmuskeln, also durch die Dorsoventralmuskeln, die das Scutum nach unten ziehen. Das Senken der Flügel besorgen direkte Pleuralmuskeln (Fig. 178b). Hier schlagen auch die beiden Flügelpaare vollkommen unabhängig voneinander. Ihre Phasendifferenz ist so stark, daß die Hinterflügel den tiefsten Punkt erreicht haben, wenn die Vorderflügel abwärts zu schlagen beginnen oder umgekehrt. Bei den Heuschrecken ist die Phasendifferenz nicht so ausgeprägt. Bei den meisten Insekten, die mit zwei Paar Flügeln fliegen, sind Vorder- und Hinterflügel durch Haftvorrichtungen miteinander verbunden (Copeognathen, Hemiptera, Hymenoptera und Lepidoptera Fig. 192a, Nodus, 228).



Fig. 47: Schema für die beiden extremen Formen des Insektenflugs (Seitenansicht). a Schnellflug in horizontaler Richtung, b Flug auf der Stelle. (Nach v. HOLST).

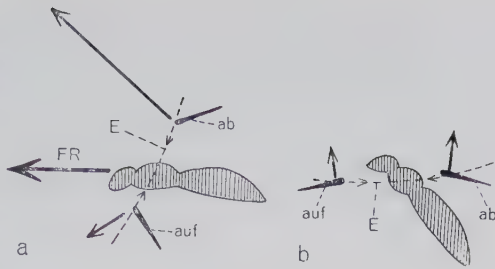
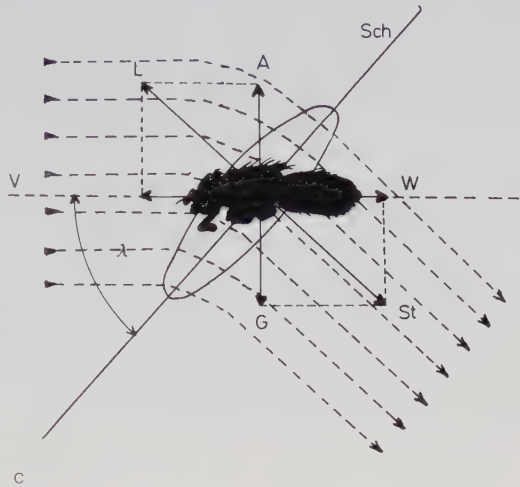


Fig. 47 c. Schematische Darstellung der Luftströmung bei einer fliegenden Fliege. (Nach NACHTIGALL 1968). Die Achse der mittleren Schwingungsebene (Sch) steht unter dem Winkel  $\lambda$  gegen die Tierlängsachse geneigt. Die Flügel pressen durch ihr Schwingen die Luft zusammen, lenken sie schräg nach unten ab und beschleunigen die erfassten Luftmassen. Luftströmung durch gestrichelte Linien mit Pfeil eingetragen. Da die Luftmassen einen Widerstand (W) bieten, erzielen die Flügel eine schräg nach vorn und oben gerichtete Luftkraftresultante (L), die sich aus Auftrieb (A) und Vortrieb (V) ergibt. Da die Schlagebene ihren Anstellwinkel ständig ändert, vibrieren die Längen von A und V während des Fluges rhythmisch, während W und G (= Gewicht der Fliege) und damit auch die Strömungsrichtung (St) gleich bleiben.



Die Flügelbewegung ist kein einfaches Auf- und Abschlagen, sondern gleichzeitig ein Drehen um die Längsachse. Die Flügel arbeiten wie ein Ruderlöffel von hinten oben nach vorn unten. Costa und Subcosta geben ihnen die nötige Festigkeit die Luft zu durchschneiden. Durch die Flügelbewegung wird die Luft von vorn nach dem Körper des Insekts angesaugt und dann schräg nach hinten abwärts beschleunigt weggeschoben und verdichtet. Dadurch entsteht über dem Insekt ein luftverdünnter Raum, wodurch es aufwärts getrieben wird. Beim Heben des Flügels wird es nach vorn bewegt. Die elastische Flügelfläche hilft dabei den Luftwiderstand günstig auszunutzen. Der Flügel erzeugt also zwei Kraftkomponenten, eine kleinere, die der Schwerkraft (Fig. 47 c, G) entgegenwirkt (Auftrieb A), und eine nach vorwärts gerichtete, die die Fluggeschwindigkeit (Vortrieb, Schub V) erzeugt. Durch stetige Änderung seiner Schwingenebene während des Schlages wird er dazu befähigt. Die Flügelspitze beschreibt dabei die Form einer 8 oder auch nur einer eingebogenen 0. Beim Vorwärtsflug liegt die Schwingenebene der Flügel in einem bestimmten Anstellwinkel (Fig. 47 c,  $\lambda$  und 47 a) zur Körperachse, beim Schwirrflug (Fliegen auf der Stelle, z.B. Schwärmer rüttelnd vor einer Blüte) fast in der Waag-

rechten (Fig. 47b). Während einer einzigen Schlagperiode verstellt die Drehschwingung in gesetzmäßiger Weise den Anstellwinkel. Dieser verändert in ebenso gesetzmäßiger Weise die Geschwindigkeit und die Richtung der von den Flügeln erfaßten Luftmassen (Fig. 47). Als Folge davon treten wiederum gesetzmäßig schwankende Luftkraftresultierende (Fig. 46, L) auf, die sich in Auftrieb (A) und Vortriebskomponenten (V) zerlegen, deren Größe sich ihrerseits über eine Flügelschlagperiode in geordneter Weise ändert, d.h. alles verändert sich während eines einzigen Auf- und Abschlages kontinuierlich. Beim nächsten Flügelschlag wiederholt sich dieses komplizierte Geschehen wieder usw., schon bei einem kurzen Flug vieltausendmal. Aus allen diesen Schwankungen ergeben sich zuletzt nur 2 Werte, der mittlere Vortriebsimpuls und der mittlere Auftriebsimpuls. Während Gewicht und Widerstand gleich bleiben, verlängern und verkürzen sich Vortrieb und Auftrieb bei jedem Flügelschlag rhythmisch. Daß das Insekt trotzdem eine konstante Geschwindigkeit beim Flug einhält und nicht im Flügelschlagrhythmus auf und ab tanzt, liegt wohl an der Trägheit der Masse des Insektenkörpers.

Je kleiner und leichter die Insekten sind, um so dichter wird für sie die Luft und um so langsamer fallen sie darin. Ihre kleinsten Formen rudern in ihr mit ihren Flügeln wie im Wasser. Um vorwärts zu kommen, brauchen sie eine außerordentlich breite Flügelfläche. Diese ist aber beim Vorholen des Ruderflügels, wobei der Widerstand ja möglichst gering sein muß, sehr hinderlich. Sie sollte zu diesem Zweck möglichst klein sein. Dieses technische Problem ist bei vielen kleinen Insek-

Tab. 3. Flügelschlagfrequenz und höchste Fluggeschwindigkeit (geschätzte runde Zahlen) einiger Insekten nach verschiedenen Autoren.

		Flügelschläge in der Sekunde	km in der Stunde
Ephemeroptera			2
Odonata	<i>Aeschna</i>	22-28	25
	<i>Libellula</i>	20	14-36
Saltatoria	<i>Schistocerca</i>		10-16
Coleoptera	<i>Cetonia</i>		3
	<i>Lucanus</i>		5
	<i>Melolontha</i>	46	8-11
Hymenoptera	<i>Apis</i>	180-250	9-22
	<i>Bombus</i>	130-240	11-18
Planipennia	<i>Chrysopa</i>		2
Lepidoptera	<i>Macroglossa</i>	79-85	18
	<i>Pieris</i>	9-12	7-14
Diptera	<i>Chironomus</i>	1046	
	<i>Anopheles</i>	500	3
	<i>Tabanus</i>	96	14-22
	<i>Musca</i>	180-330	7
	<i>Cephenomyia pratti</i>		40 <sup>1</sup>
	(amerikanische Hirsch- bremse, gilt als das schnellste Insekt)		

<sup>1</sup> Grundlage der Feststellung unsicher!

ten (Blasenfüßern Fig. 195, Zwergwespen Mymaridae, Zwergkäfer Ptiliidae) durch eine nur schmale Flügelfläche mit sehr langen (oft beiderseitigen), randständigen Borsten, gelöst, die beim Rückschlagen zur Vergrößerung des Widerstandes ausgebreitet, beim Vorholen aber zur Verringerung des Widerstandes an die Flügelfläche angelegt werden.

Neben dem Flug mit Muskelkraft gibt es auch noch ein Fliegen ohne Verbrauch von Muskelenergie, das Gleitfliegen, wobei die Vorderflügel schon durch Erschlaffen der Muskeln (Großlibellen) oder vielfach durch einen Riegelmechanismus (z.B. bei Wanderheuschrecken, Segelfalter, Florfliegen, Käfer, Mücken) in der waagrechten Gleitflugstellung gehalten werden. Der Gleitflug führt immer abwärts. Wenn er allerdings in einer aufsteigenden Luftsäule, einer Thermik, ausgeführt wird, z.B. vor Berghängen, wo man den Segelfalter «segeln» sieht, kann er auch aufwärts führen, wenn die Geschwindigkeit der aufsteigenden Luftsäule rascher ist als das durch sein Gewicht bedingte Absinken. Großlibellen können gelegentlich über sehr weite Strecken gleiten. Die Wanderheuschrecken *Schistocerca* können 2½ Minuten ohne Flügelschlag segeln. Vielleicht erklärt sich auch durch Anwendung von Gleitflug das Rätsel, daß Heuschreckenschwärme über dem Ozean in viel größerer Entfernung vom Land entfernt beobachtet wurden, als sie auf Grund der Berechnung ihres Energievorrates überfliegen können. Die Schnarrheuschrecken stimmen sich vom Boden mit den Beinen ab und breiten gleichzeitig die Flügel aus. Sie werden hochgerissen und benutzen dann die Flügel zum Gleitflug nach unten. Die Fluggeschwindigkeit hängt nicht von der Anzahl der Flügelschläge ab (siehe Tabelle 3). Gegenwind wirkt auf sie hemmend, Rückenwind fördernd. Der Flug kann bis in 1500–2500 m, unter Umständen (Luftplankton) sogar bis in 5000 m Höhe führen. Manche Insekten schleppen Beutetiere mit sich beim Flug (Raubfliegen Asilidae, Großlibellen, Wespen), die schwerer sind als sie selbst, fangen und verzehren sie auch im Flug.

#### 1.5.4. Das Abdomen

Das Abdomen (der Hinterleib), der Behälter für die Geschlechtsorgane, den größeren Teil des Darms und der Kreislauforgane, trägt den After auf einem dem Acron entsprechenden letzten Ring, dem Telson, das stets gliedmaßenlos und ohne Coelomsäckchen angelegt wird. Außerdem treten in der Keimesentwicklung 11 echte Segmente auf mit je einem Paar von Coelomsäckchen, Ganglien und oft mit Gliedmaßenknospen (Fig. 110b', c').

In den vorderen 7 Segmenten schwinden die Knospen regelmäßig wieder, von Ausnahmefällen abgesehen, wo sie als Stummel (Fig. 48) erhalten bleiben oder zu Organen verschiedener Funktion umgewandelt werden (S. 310, 390 usw.). Das typische Segment des vorderen Hinterleibsabschnitts ist dementsprechend sekundär stark vereinfacht, es besteht aus einem Tergum und einem Sternum, die durch Flankenhäute verbunden sind (Fig. 49).

Die feinere Ausgestaltung kann (je nach dem Grad der Sklerotisierung) dem Schema der primären oder der sekundären Segmentierung entsprechen (Fig. 31), vom Tergum können seitliche Teile als Laterotergite (LT) abgegliedert sein; das jedem der ersten acht Segmente zukommende Stigmenpaar liegt in den Flankenhäuten oder (seltener) im Tergum oder Sternum. Die dorsalen und ventralen Längsmuskeln (dlm, vlm) sind in zahlreiche Bündel aufgelöst, die nicht durchweg die vordere Antecosta zu erreichen brauchen;





Diesem Schwund verfällt zunächst das **Telson** (Periproct), das nur als schmaler Membranring um den After erkennbar bleibt und höchstens 3 winzige Sklerit-spangen, die *Laminae anales* (La) behält. Das **11. Segment**, das bei abgeleiteten Formen ebenfalls reduziert oder mit dem 10. verschmolzen wird, ist bei primitiveren in Gestalt von 3 Analklappen entwickelt, deren eine, unpaare, das Epiproct (Ep), dorsal vom After gelegen, das Tergum darstellt, während die beiden anderen (Paraprocte, Pp) ventrolateral vom After liegen und das Sternum vertreten. Vorn zwischen den Klappen sitzen gelenkig die beiden Cerci oder Schwanzanhänge (Cerc), tasterförmige und auch entsprechend funktionierende Abkömmlinge der Extremitätenknospen des 11. Segments und somit regelrechte abdominale Gliedmaßen. Sie wurzeln meist so weit vorn, daß sie als Anhänge des 10. Tergums und daher in einer für Gliedmaßen ungewöhnlich weit dorsalen Stellung erscheinen. Beim **10. Segment** ist meist das Sternum verkleinert, sonst ist es aber normal, zuweilen trägt es ein Paar von Anhängen, die Pygopodien, wahrscheinlich ebenfalls Extremitätenreste.

Noch stärker verändert sind in der Regel das 8. und 9. Segment, die **Genital-segmente**, die Träger der Geschlechtsöffnung und der äußeren Geschlechtsorgane. Von den Fällen, wo die erstere paarig oder doppelt ist (s. S. 166, 171 ff.), sehen wir hier ab und beschreiben den für die Pterygoten typischen Fall: die weibliche Geschlechtsöffnung liegt am Hinterrand des 8., die männliche innerhalb des 9. Sternums.

Beim **Weibchen** bilden sich aus Anhängen der Ventralseite der Genitalsegmente die Gonapophysen heraus, langgestreckte Anhänge, die zusammen den in weiter Verbreitung von den Thysanuren ab vorkommenden ursprünglichen, **orthopteroiden Legeapparat** (Legebohrer, Legesäbel, Ovipositor) formen.

Das 8. Segment bildet oberhalb seines schuppenartigen, zur Subgenitalplatte umgestalteten Sternums (StvIII) ein Paar von dreieckigen Platten, die vorderen Valviferen (VfvIII). Von ihnen entspringt je ein langer, eigentümlich rückwärts abgebo-gener und beweglicher sichelförmiger Anhang, der freie Teil der vorderen Gonapo-physe (GvIII) oder die erste Valvula. Im 9. Segment reicht das Tergum weit nach der Bauchseite, an ihm sitzen die hinteren Valviferen (Vfx), deren jeder vorn eine 2. Valvula trägt, d. h. den freien Teil der hinteren medialen Gonapo-physe (GmIX), die der ersten vollkommen entspricht und mit ihr so verfalzt ist, daß beide in der Längsrichtung gegeneinander beweglich sind. Hinten sitzen an den hinteren Valviferen die hinteren lateralen Gonapophysen oder 3. Valvulae (GlIX), die in der Regel breiter als die beiden anderen sind und sich scheidenartig außen an sie legen. Zuweilen sind sie aber auch mit dem einen der anderen Paare verfalzt und dann ein funktionierender Bestandteil des Legebohrers, der durch abwechselndes Vorstoßen seiner einzelnen Teile betätigt wird und schließlich das Ei durch den Hohlraum zwischen den Gonapophysen gleiten läßt.

Ein Vergleich mit den Archaeognatha (Fig. 173) zeigt, daß die **Valviferen** mor-phologisch von Gonopoden, d. h. von den Gliedmaßen der Genitalsegmente abzuleiten sind. Sie sind Coxopodite (Coxite); die dorsalen Muskeln (VIII, IX dm), die in Fig. 49 eingetragen sind und die Segmentzugehörigkeit der Anhänge einwandfrei zeigen, sind den dorsalen Muskeln 1 (und 2) des Grundschemas Fig. 33 homolog. Die freien Teile dagegen, die Valvulae, haben nicht etwa mit dem Telo-podit zu tun, die beiden ersten (GvIII und GmIX) sind mediale Auswüchse der Coxopodite, also Neubildungen, die dritte (GlIX) entsteht weiter lateral an der Stelle, wo bei den Thysanuren der Stylus, ein griffelförmiger Anhang des Coxo-

podits, sitzt. Das Telopodit der Gonopoden fehlt (auch den Archaeognatha, s. Fig. 173).

Beim **Männchen** (Fig. 50) ist primär nur das 9. Segment als Träger der eigentlichen Kopulationsorgane Genitalsegment, doch können sekundär auch das 8. und 10. am Aufbau des äußeren Geschlechtsapparats beteiligt werden, dessen Mannigfaltigkeit bei den verschiedenen Insektengruppen so endlos ist, daß es auch mit Hilfe der Muskulatur bisher nicht gelungen ist, alle Homologien aufzuklären. Die folgende Darstellung bezieht sich auf die einfacheren, klaren Fälle und gibt die wichtigsten Baueigentümlichkeiten wieder.

Das Sternum des 9. Segments bildet mit seinen Coxopoditen zusammen die Subgenitalplatte (s. unten) und zusammen mit lateralen Teilen den größeren Teil der Genitalkammer, eines nach hinten offenen Raums, dessen Dach vom 10. Sternum gebildet wird und in dessen Tiefe das eigentliche Kopulationsorgan, der Penis (Phallus), entspringt.

Dieser ist in eine Phallobasis (Phb) und einen zuweilen einziehbaren Aedeagus<sup>1)</sup> (Aed) geteilt, der an der Spitze eine in den Endophallus (End) führende Öffnung trägt. Bei dem letzteren handelt es sich um einen ausstülpbaren Hohlraum, in dessen Tiefe die eigentliche Geschlechtsöffnung, die Ausmündung des Ductus ejaculatorius, liegt und an dessen Wand die Virga entspringt, ein rutenförmiges Gebilde, das bei der Ausstülpung des Endophallus ausgestreckt wird (Fig. 76). Zu beiden Seiten des Endes des Aedeagus können bewegliche Anhänge, die Titillatoren (Tit) sitzen, an der Phallobasis findet sich ein Paar ebenfalls beweglicher Parameren (Par), die wie jene als Klammerorgane bei der Kopulation wirken.

Diese Penisanhänge und der Penis selbst werden als euphallische Organe bezeichnet und haben nichts mit Extremitäten zu tun. Sie entwickeln sich in der Ontogenese aus einer paarigen Anlage, die sich am Hinterrand des 9. Sternums in einer mehr oder weniger tiefen Genitaltasche ausbildet und mit den Terminal-

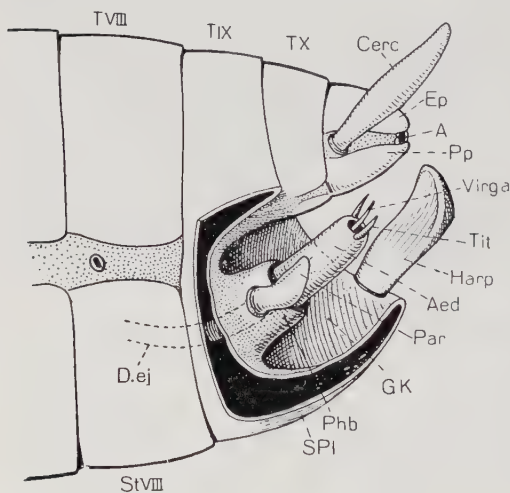


Fig. 50: Grundplan des männlichen Abdomens, Seitenansicht des Hinterendes, linke Wand der Genitalkammer entfernt. (Nach SNODGRASS, verändert).

Aed = Aedeagus, D.ej = Ductus ejaculatorius, GK = Genitalkammer, Harp = Harpago, Par = Paramere, Phb = Phallobasis, SPI = Subgenitalplatte (= StIX), Tit = Titillator; sonst wie Fig. 52.

<sup>1)</sup> Etymologisch richtiger, aber fast nie gebraucht, ist die Schreibweise Aedoeagus.

ampullen (S. 166) durch einen paarigen oder unpaaren ektodermalen Kanal in Verbindung tritt.

Keine Verbindung mit diesen Kanälen haben die paarigen, am 9. oder, bei den Thysanuren, am 9. und 10. Segment entstehenden Anlagen der pseudophallischen Organe, aus denen die zangenförmigen, klammernden Harpagonen hervorgehen (Harp, früher z.T. «Parameren» genannt). Sie stammen von den Styli der bei den Thysanuren noch als solche erkennbaren Gonopoden, also der Coxopodite des 9. Segments ab, sind mit eigenen Muskeln versehen und sitzen selbst bei manchen Pterygoten (Ephemeroptera, Mecoptera, Trichoptera, Nematocera, s.S. 312, 386, 397, 405) noch auf wohl ausgebildeten Coxopoditen, die sonst offenbar mit der Subgenitalplatte verschmolzen sind.

### 1.5.5. Besondere Bildungen des Hautskeletts

Als Bildungen der Körperdecke treten außer den weiter unten besprochenen kutikularen Teilen anderer Organsysteme Putzvorrichtungen und Organe der Tonerzeugung auf, aber nicht in so weiter Verbreitung oder so fester Bindung an bestimmte Körperbezirke, daß sie in das Grundschemata aufgenommen werden könnten.

a) als **Werkzeuge der Reinigung** dienen bei primitiven wie bei vielen abgeleiteten Formen die Mundwerkzeuge (für die Beine und Fühler) und die Beine, die Kopf und Rumpf putzen. An den Beinen gibt es nicht selten zu Kämmen oder Bürsten vereinte echte oder unechte Haare oder auch, vor allem an den Vorderbeinen, besondere **Putzsporne** (Fig. 51, Sp), die am Ende oder inmitten der Tibia gelegen, abgeflacht oder kammförmig sind und denen nicht selten (viele Hymenopteren und Coleopteren) ein Ausschnitt des benachbarten Beinsegments, meist des ersten Tarsenglieds, als **Putzscharte** (Sch) entspricht. Diese Vorrichtungen dienen der Reinigung des Kopfs, zumal der Antennen, Palpen und Augen.

b) Bildungen der Haut sind auch die meisten **Organe der Tonerzeugung**, deren Betätigung natürlich, wie die der Putzvorrichtungen, durch Muskeln erfolgt. Wenn man von Nebengeräuschen anderer Betätigungen (Flugton) absieht, erfolgt Tonerzeugung entweder durch eine von einem Luftstrom getroffene Membran (Totenkopf *Acherontia*, Tüten und Quaken der Bienenkönigin) oder durch Klopfen mit harten Skeletteilen auf die Unterlage, wie z. B. bei manchen Käfern (z. B. Totenuhr, *Xestobium rufovillosum*),

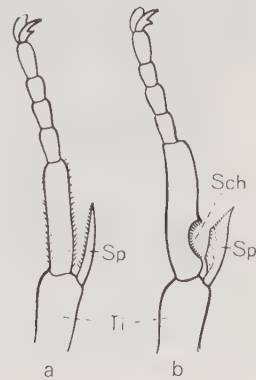


Fig. 51: Schema eines ganz einfachen (a) und eines stärker abgeleiteten (b) **Putzsporns** (apikal, d.h. am Ende der Tibia gelegen), wie sie bei Hymenopteren vorkommen. Sch = Putzscharte, Sp = Putzsporn, Ti = Tibia.

Ohrwurm-Männchen, Staub- und Bücherläusen. Am weitesten verbreitet ist aber die Tonerzeugung durch Schrill-(Stridulations-)Organe, die in der gleichen Weise arbeiten wie ein Kamm, der an einer scharfen Kante angestrichen wird. Sie bestehen in der Regel aus einer scharfen Kante eines Sklerits, das auf einer Reihe von Rippen, Zähnnchen oder kurzen Borsten eines anderen Sklerits hin und her bewegt wird. Es handelt sich also um reine Oberflächenbildungen, die an den verschiedensten Stellen des Stammes, der Mundwerkzeuge, der Flügel (Fig. 52) oder Beine entstehen können.

Nach einem ganz anderen Prinzip arbeiten die Trommelorgane, die bei Zikaden vorkommen (S. 350).

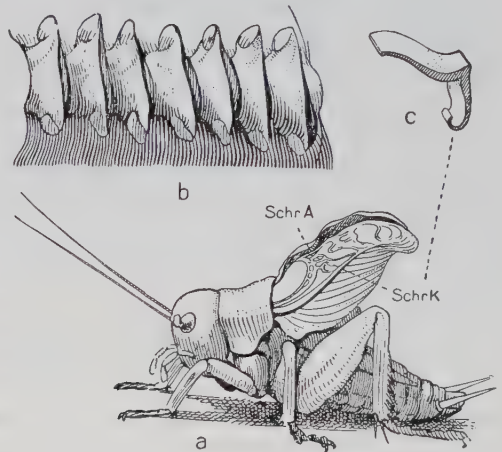


Fig. 52: a Männchen von *Gryllus campestris* in Stridulationsstellung. b Teil der in a sichtbaren Schrillader (SchrA) mit den Zähnnchen. c Querschnitt aus der Schrillkante des anderen Deckflügels (SchrK). (Nach REGEN).

## 1.6. Die Hautdrüsen

Auch die Hautdrüsen sind Abkömmlinge der Körperdecke, doch spielen bei ihnen auch für die Funktion, nicht nur für die Bildung, Epidermiszellen die Hauptrolle, indem sie als Drüsenzellen dem Blut Stoffe entnehmen und sie in Form von Sekreten nach außen absondern.

Ektodermaler Herkunft sind in der Mehrzahl auch die Drüsen der Geschlechtswege (S. 166, 171), die innersekretorischen Drüsen, die Stoffe als Inkrete in die Leibeshöhle entleeren (S. 133, 249) und die Exkretionsorgane, die Stoffwechselschlacken ausscheiden oder speichern (S. 98). Sie werden ebenso wie die (entodermalen) Drüsen des Darmes (S. 94) weiter unten besprochen.

### 1.6.1. Drüsenelemente

1.6.1.1. Als Bildner von Kutikularsubstanz und bei der Bildung von Exuvialflüssigkeit (viele Holometabole) sind alle Epidermiszellen ohne Unterschied sekretorisch tätig, im übrigen aber erfüllen besonders differenzierte, meist vergrößerte **Drüsenzellen** (DrZ, Fig. 53) die Aufgabe der Sekretion. Sie vollzieht sich als Folge einer Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma wahrscheinlich unter Mitwirkung des Golgi-Apparats und prägt sich im morphologischen Bild der Zelle in meist sehr deutlicher, wenn auch mit den Funktionsphasen wechselnder Weise aus.



Der **Kern** der Drüsenzelle ist groß und nicht selten sternförmig (Fig. 53 b), gelappt (d, h) oder verzweigt (Spinndrüsen und andere Labialdrüsen), Formveränderungen, die durch Oberflächenvergrößerung die Kern-Plasmabeziehungen erleichtern und vielfach mit Polyploidie einhergehen (s. S. 265). Der **Plasmakörper** selbst bildet in einer peripher oder basal gelegenen Bildungszone das Sekret in Form von Körnchen (Sekretgranula), die sich allmählich in Flüssigkeitsblasen verwandeln (Vakuolen, Vak). Diese werden meist durch eine streifig differenzierte **Austreibungszone** (AZ) unmittelbar an die Kutikula herangebracht, können aber auch zu subkutikularen Sekrethöhlen (SH) oder zu verzweigten Sekretkapillaren zusammenfließen. Letztere treten bei manchen Labialdrüsen auf, deren Zellen keine erkennbare Kutikularbedeckung aufweisen (s. unten), während die typische Drüsenzelle sich auch durch ihre Lage zwischen Kutikula (Cut) und Grundmembran (GrM) als Epidermiszelle zu erkennen gibt und wenigstens primär die Fähigkeit zur Kutikularbildung beibehält. Über der Drüsenzelle ist allerdings die Kutikula entweder im ganzen oder an so vielen Stellen verdünnt, daß sie porig erscheint (a, b), oder sie kann schließlich teilweise zu einem sehr dünnwandigen, rein epikutikularen Sekretkanälchen eingestülpt sein (SK, c. d.), das innerhalb eines von der Austreibungszone gebildeten, radiär gestreiften Hofes (H, Binnenbläschen) ohne oder mit Endbläschen (EB) im Innern der Drüsenzellen blind endet. In jedem Fall scheint also das Sekret wenigstens durch epikutikulare Schichten hindurch diffundieren zu müssen. Eine Ausnahme machen allein die erwähnten Labialdrüsen, die denn auch ein wässriges Sekret haben, während die typischen Hautdrüsen meist flüchtige oder ölige bzw. wachsartige, Kutikularschichten leichter durchsetzende Stoffe absondern.

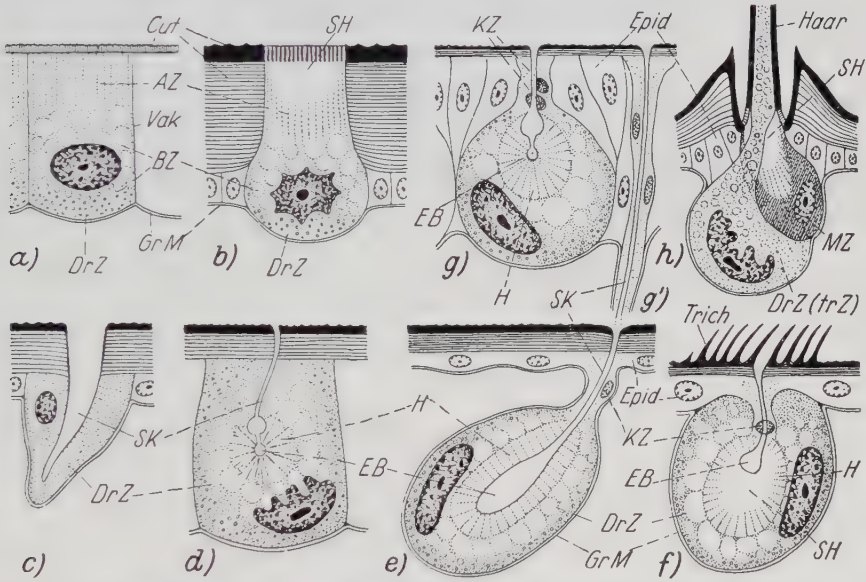


Fig. 53: a–d einzellige, e–h mehrzellige Drüsenelemente, Schemata. (Nach Angaben von GRELL, HENRICI, HOLMGREN, ŠULC und WEBER).

AZ = Austreibungszone, BZ = Bildungszone, Cut = Kutikula, DrZ = Drüsenzelle, EB = Endbläschen, Epid = Epidermis, GrM = Grundmembran, H = Hof (Binnenbläschen), Haar = Haarschaft eines Drüsenhaares, KZ = Kanalzelle bzw. Kanalzellkerne, MZ = Membranzone, SH = Sekrethöhle, SK = Sekretkanälchen, Trich = Trichome an der Mündung eines zweizelligen Drüsenelements, Vak = Sekretvakuole. g' ergibt, bis e fortgesetzt, ein tief versenktes Drüsenelement. Weiteres s. Text.

Bei Drüsen mit rasch erhärtenden Sekreten, z. B. bei den Wachsdrüsen der Homopteren, können als kutikuläre Bildungen **Sekretformer** auftreten, die den Absonderungen bestimmte, oft recht komplizierte Formen geben; bei Drüsen mit flüchtigen Sekreten, z. B. bei den Symphilendrüsen gewisser Käfer, treten häufig um die Mündung des Sekretkanälchens Büschel unechter Haare, **Trichombüschel**, auf, die die Verteilung des Sekrets besorgen (f, Trich und Fig. 265, Tr und H).

1.6.1.2. Das Sekretkanälchen erscheint primär als eine Bildung der Drüsenzelle selbst, die in diesem (Fig. 53 c, d) wie in einfacheren Fällen (a, b) als einzelliges Drüsenelement aufgefaßt werden kann. Meist aber wird das Sekretkanälchen von besonderen Kanalzellen (KZ) gebildet (e), von denen zuweilen nur die in die Drüsenzellen eingesenkten Kerne erkennbar bleiben (Fig. 111, HDr). Eine dieser Zellen kann, wie Fig. 139 c an einem Beispiel zeigt, als Schaltzelle besonders ausgezeichnet sein. So entstehen, auf ähnliche Weise wie andere Kleinorgane der Haut (s. S. 234), **mehrzellige Drüsenelemente**; deren sekretorische Zelle, nicht mehr mit der Kutikularbildung befaßt, durch Verlängerung des Sekretkanälchens unter Vermehrung der Kanalzellen, weit in die Tiefe rücken kann (Fig. 53 g', versenkte Drüsenzelle, Grundmembran GrM als Hülle).

Mehrzellige Drüsenelemente sind auch die **Drüsenhaare und -schuppen**, bei denen regelmäßig die hier nicht degenerierende trichogene Zelle, daneben zuweilen auch die Membranzelle als Drüsenzellen fungieren (Fig. 53 h), während das Haar bzw. die Schuppe, mehr oder weniger abgewandelt, die Ausleitung übernimmt (Brennhaare mancher Raupen, Duftschuppen, Hafthaare an der Beinspitze).

## 1.6.2. Drüsenorgane

Die Drüsenelemente können einzeln, zwischen undifferenzierten Epidermiszellen verstreut vorkommen oder sie treten mit ihresgleichen zu **Drüsenepithelien** zusammen und bilden dann die sezernierenden Teile von **Drüsenorganen**.

1.6.2.1. Hierher gehören zunächst die **Drüsenplatten** (Fig. 54 a), die zuweilen mit unechten Haaren (Haftvorrichtungen der Beinspitze), Sekretformern (Wachsdrüsen) und anderen gemeinsamen Kutikularbildungen versehen sind, die **Drüsenhaar- und -schuppenfelder** und die aus gehäuften versenkten Drüsen bestehenden **Drüsenpakete** (Fig. 54 b). Werden solche Bildungen, die zwischen oder neben

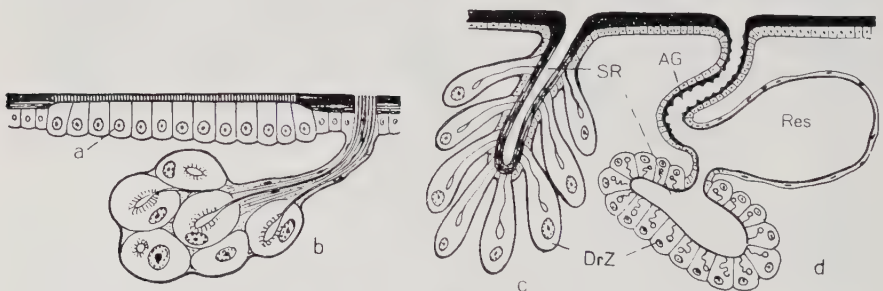


Fig. 54: Beispiel für vielzellige Drüsen. Schemata.

a Drüsenplatte, b Drüsenpaket, c, d Hohldrüsen ohne und mit besonderem Ausführgang (AG) und Reservoir (Res). DrZ = Drüsenzellen, SR = Sammelraum.

den Drüsenzellen gewöhnliche Epidermiszellen (Stützzellen) enthalten können, durch Einfaltung oder Einstülpung versenkt, so entstehen **Hohldrüsen** von Taschen- oder Röhrenform.

Von ihrem Hohlraum, dem **Sammelraum (SR)**, kann ein nichtdrüsiger **Ausführungsgang (AG)** deutlich geschieden sein, so daß die Drüse, besonders wenn der Gang sich verzweigt, traubig (azinös) erscheint. Auch ein nichtdrüsiges **Reservoir (Res)** zur Speicherung des Sekrets ist häufig ausgebildet (Fig. 54 d). **Verschlussvorrichtungen** an der Mündung des Ausführungsgangs, der auf die Hohlräume wirkende **Blutdruck** und ihm entgegenwirkende, vielfach an der Drüsenwand angreifende **Muskeln** besorgen die Regelung der Sekretabgabe, die damit wenigstens mittelbar unter der Kontrolle des Nervensystems steht.

Es handelt sich hier um Drüsen mit flüchtigen Sekreten; Beispiele dafür sind die **Nackengabel** der Papilioniden-Raupen und die auffallend rot oder gelb gefärbten **Trichterwarzen** auf dem 6. und 7. Abdominalsegment der Lymantriidenraupen (Fig. 55).

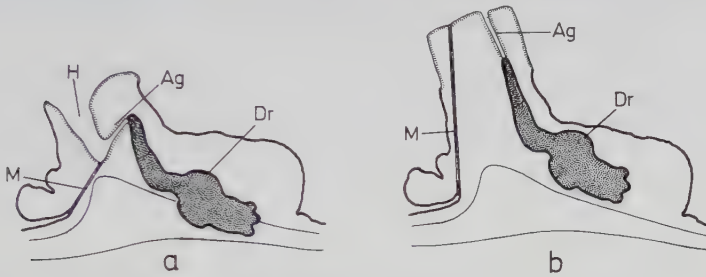


Fig. 55: Längsschnitt durch eine ausstülpbare **Trichterwarze** einer Lymantriidenraupe, **a** eingezogen, **b** ausgestülpt. (Nach KLATT 1908).

Ag = Ausführungsgang, Dr = Drüse, die aus einer Riesenzelle besteht und paarig ist, H = napfförmiger Hohlraum der eingezogenen Trichterwarze, M = Muskel zum Einziehen der durch Blutdruck ausstülpbaren Trichterwarze.

1.6.2.2. In der festen Bindung an bestimmte Segmente kommen nur einige **Kopfdrüsenpaare** bei so zahlreichen Gruppen vor, daß sie in den typischen Bauplan aufgenommen werden können (Fig. 59):

Die **Labialdrüsen**, die nur ausnahmsweise z.B. bei Coleopteren, fehlen, bestehen ursprünglich aus je einer Haupt- und Nebendrüse (HDr, NDr), die teilweise zu Reservoirn umgewandelt sein können und jederseits einen Ausführungsgang bilden. Beide Gänge vereinigen sich zu einem kurzen gemeinsamen Gang (gAG), der in dem oben geschilderten, zwischen Hypopharynx und Labium liegenden Salivarium endet. Die unpaare Mündung entwickelt sich aus einer embryonalen paarigen mit der Verschmelzung der 2. Maxillen zum Labium. Paarig bleiben dagegen in vollem Umfang die **Maxillar-** und die **Mandibeldrüsen**, die meist als einfache Säcke an der Basis der zugehörigen Kopfgliedmaßen ausmünden. Die letztere kommt ziemlich häufig (Collembolen, Mantiden, Hymenopteren, Coleopteren, Raupen u.a.), die erstere seltener vor.

Wahrscheinlich stellen die Kopfdrüsen Reste einer ursprünglich vollständigeren **Nephridiengarnitur** dar: sie zeigen bei vielen Myriapoden und Entognatha deutlich nephridienähnlichen Bau, und an ihrer ontogenetischen Herstellung beteiligt sich selbst bei manchen Pterygoten außer dem Ektoderm das Mesoderm. Besonders gilt dies von Labialdrüsen, die bei den Entognatha geradezu als «Labialnieren» bezeichnet werden.



### 1.6.3. Aufgaben der Hautdrüsen

Sie sind vielfältig und bei den einzelnen Insektengruppen sehr verschiedenartig. Hier können nur einige wichtige, weit verbreitete oder in ihrer Wirkung auffallende Formen behandelt werden.

1.6.3.1. Die Zementschicht der Kutikula bildende Drüsen. – Während die Kutikula von allen Epidermiszellen ausgeschieden wird, scheint ihre Zementschicht, wenigstens nach Untersuchungen an Käfern aus verschiedenen Familien, von besonderen Drüsenzellen der Epidermis ausgeschieden zu werden.

Bei den Imagines hat man zwei Typen von Hautdrüsen gefunden, die nur kurze Zeit unmittelbar nach der Häutung zur Imago aktiv sind. Jeder Typus besteht aus zwei sekretorischen Zellen und einer dritten (basalen) Zelle, die sich von normalen Epidermiszellen nur durch den von ihr umschlossenen Ausführungsgang der sezernierenden Zellen unterscheidet (Fig. 56, B). Dieser Gang setzt sich in den anderen beiden Zellen fort. Er mündet bei dem vier- bis siebenmal häufigeren Drüsentypus (a) in ein die distale Zelle (D) fast ausfüllendes Bläschen (V), während bei dem selteneren Typus (b) dieses Endbläschen gestreift ist (V'), ähnlich wie die Umgebung des Ausführungsganges (S) in der Mittelzelle (M) bei beiden Drüsentypen. Beim ersten Typus (a) ist der Ausführungsgang in der distalen Seite der Mittelzelle und in der basalen Zelle sehr englumig, im zweiten Typus (b) zeigt er zwischen der distalen und mittleren Zelle eine deutliche Einschnürung. Es wird angenommen, daß die verschiedenen Sekrete beider Drüsen (Lipoide, Proteine und phenolische Gerbstoffe) bei ihrer Mischung die Zementschicht bilden, also ähnlich wie die kokonbildenden Drüsen der Schaben wirken (s. S. 18).

1.6.3.2. Wachsdrüsen sind bei den Insekten weit verbreitet. Das Wachs ist in seiner Zusammensetzung der Wachsschicht der Kutikula ähnlich (s. S. 20). Die Wachsdrüsen sind meistens in Drüsenplatten angeordnet. Im einfachsten Fall liegen die Drüsenzellen dicht nebeneinander unter der verdünnten, sonst aber nicht

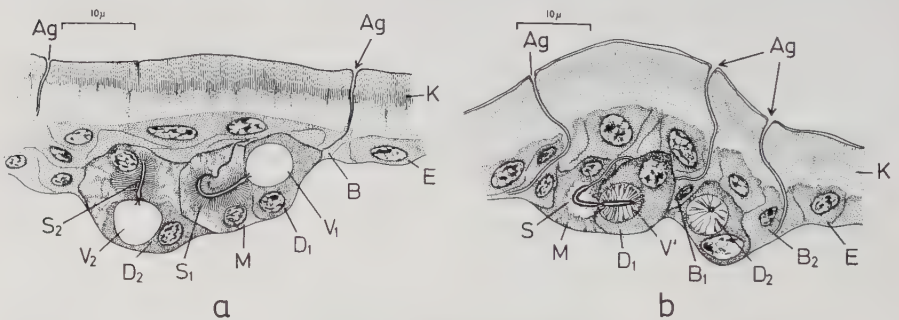


Fig. 56. Schnitt durch die Kutikula von *Tenebrio molitor* mit zwei verschiedenen Typen von Hautdrüsen (a und b). (Nach D. A. KENDALL 1972).

Ag = Mündung der Ausführungsgänge der Drüsen an der Oberfläche der Kutikula, B, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> = Basalzellen mit dem Ausführungsgang, in B wegen seiner Enge nur als eine Linie gezeichnet,

D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> = distale Zellen, E = Epidermiszellen,

K = Kutikula, M = Mittelzelle,

S, S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> = sezernierender Teil der Mittelzelle,

V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub> = Bläschen der distalen Zelle des Typus a,

V' = Bläschen der distalen Zelle des Typus b.



besonders differenzierten Kutikula. Dieses ist z.B. bei den abdominalen Drüsenplatten der Imagines der Mottenschildläuse (Fig. 57) der Fall. Das hier ausgeschiedene Wachs wird von den Tieren mit den Beinen abgenommen und über den ganzen Körper und die Flügel verteilt, wodurch sie vollständig kreideweis eingepudert werden (Fig. 57b und c). Auf gleiche Weise kommt die weiße Färbung der Coniopterygiden (kleine Plannippennia) zustande. Ihre Wachsdrüsen sind aber über den ganzen Körper verteilt. Bei den Zikaden kommen Wachsdrüsenplatten vor, die im einfachsten Fall von Epithel- und Drüsenzellen zusammengesetzt werden oder aus verschiedenartigen Drüsenzellen und besonderen, mehr oder weniger

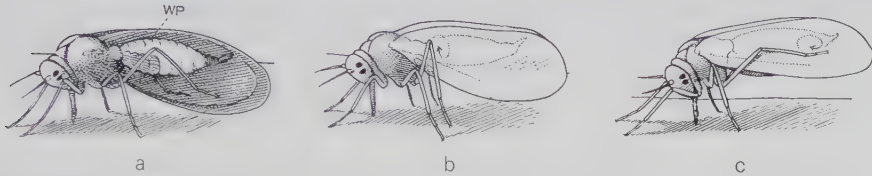


Fig. 57: Männchen von *Trialeurodes vaporariorum* (Aleyrodidae) bei der Verteilung des Wachssekretes über seinen ganzen Körper einschließlich der Flügel in drei Phasen. In a linke Flügel entfernt, um die Drüsenplatte (WP) zu zeigen. (Nach WEBER).

komplizierten Kutikularstrukturen bestehen, die als Form für die auszubildenden Wachsfäden dienen. Während im ersteren Fall das Wachs verteilt wird, bildet es im zweiten Fall lange Fäden und Büschel an bestimmten Körperstellen, hauptsächlich am Hinterende (Fulgoriden). Auch die Aleurodidenlarven haben ähnliche Drüsenplatten rund um den ganzen Körper, womit sie das aus Wachs bestehende, dosenförmige, mit langen haarartigen Fortsätzen versehene Puparium (Fig. 134b<sub>1</sub>) bilden. Manche Schildläuse bedecken nicht nur den ganzen Körper mit Wachs, sondern bilden auch aus Wachsplatten große Eisäcke an ihrem Hinterleibsende (z.B. *Orthezia*, *Icerya*, Fig. 203b). Das Wachs der Schildläuse ist kreideweiß, das der Blattläuse bläulichweiß. Das von den Wachsplatten der Abdominalsternite 7–10 der Honigbiene zeitweilig abgeschiedene Wachs wird zum Bau der Brut- und Vorratzzellen verwendet (s. S. 475 und Fig. 86).

1.6.3.3. Auch die Lackdrüsen mancher Schildläuse bilden eine Schutzhülle um Körper und Brut. Am ausgeprägtesten sind sie bei den indischen Lackschildläusen (Lacciferidae = Tachardiidae). Bei ihnen sind die Tiere vollständig von einer dicken, kugeligen Lackschicht eingehüllt mit nur je einer kleinen Öffnung für Rüssel, After und zwei Büscheln eines wachsartigen Sekretes. Der Brutraum entsteht dadurch, daß von besonderen Muskeln die Körperhaut über dem After von der Innenwand der Lackhülle abgezogen wird. Da die Schildläuse dicht aneinander gereiht auf den Zweigen sitzen, bilden sie eine dicke Lackkruste, die als «Stocklack» das Ausgangsmaterial für die Schellackgewinnung bildet. Der Lack besteht aus 74,5% Harz, kristalliner Bitterstoff, Schleim, 6,5% Laccainsäure, 6% Wachs, 3,5% Wasser und 9,5% Verunreinigungen.

1.6.3.4. Das Sekret von Schleimdrüsen überzieht vollständig die Larven der Blattwespe *Caliroa*, wodurch sie ein nacktschneckenartiges Aussehen erhalten, da ihre Segmentierung überdeckt wird. Bei der Häutung wird die Schleimschicht abgeworfen und später neu gebildet. Ähnlich sind die Raupen tropischer Cochlidiidae mit Schleim überzogen, wodurch sie ein an Vogelkot erinnerndes Aussehen erhalten.

1.6.3.5. Öldrüsen geben ein fettiges Sekret ab, das zur Dichtung des Randes von Saugnapfen bei der Festsetzung auf einer Unterlage (Haftscheiben an den Fußgliedern der Schwimmkäfermännchen, womit sie sich auf den Flügeldecken der Weibchen bei der Kopula festklammern, Saugnapfe der Bauchseite der Blepharoceridenlarven zum Anheften an Steinen in reißenden Gebirgsbächen, Haftdrüsen an den Beinspitzen von Landinsekten, z.B. der Stubenfliege, die sie zum Laufen an der Decke befähigen) oder zum Einfetten der Kutikula von Wasserinsekten dient, um den Körper unbenetzbar zu machen. Dadurch wird den Wasserläufern (*Gerris*, *Velia*, *Halobates*) und den Wasserspringschwänzen (*Podura aquatica*, *Sminthurides aquaticus*) die Fortbewegung auf der Wasseroberfläche ermöglicht.

1.6.3.6. Pygidialdrüsen sind eine Anhäufung von Hautdrüsenzellen im Hinterleibsende zu einem besonderen paarigen Drüsenorgan, dessen Sekrete zunächst die Kutikula vor Mikrobenbefall schützen, dann aber auch tierische Feinde und Nahrungskonkurrenten abwehren. Sie werden dadurch zu Wehrdrüsen. Ihre Sekrete, die an die Umwelt abgegeben werden und sowohl auf Tiere als auch auf Pflanzen wirken können, werden als Allomone bezeichnet.

Die Schwimmkäfer können besser schwimmen, wenn ihre Körperoberfläche wasserabstoßend ist. Bei längerem Aufenthalt im Wasser überzieht sie sich mit einem Mikroben-schleim und verliert dadurch diese Eigenschaft. Die Käfer beschmieren sich daher von Zeit zu Zeit außerhalb des Wassers mit einer desinfizierenden Paste aus ihren Pygidialdrüsen, deren Hauptbestandteile Benzoesäure und Phenole sind. Bei *Dytiscus marginalis* bildet sich z.B. aus dem bei Schwimmkäfern überhaupt weit verbreiteten p-Hydroxybenzoesäuremethylester Benzoesäure und aus einem Glykoprotein, das mit dem in hoher Konzentration vorhandenen p-Hydroxylenaldehyd und der  $\epsilon$ -Aminogruppe des Lysins vernetzt wird, an der Luft ein filmartiger, die Antiseptika enthaltender Überzug, der sich wegen des hydrophilen Zuckeranteils des Glykoproteids von selbst ablöst, sobald der Käfer wieder ins Wasser gegangen ist, und so ihm seine hydrophobe Oberfläche wiedergibt. Andere Käfer, die in Erde und unter Steinen, im Schmutz und Dung leben, schützen sich vor Befall durch Mikroorganismen, indem sie sich mit einer Säure oder stärkeren Base umgeben. So sezernieren z.B. Aaskäfer (Silphidae) eine 4,5%ige Ammoniaklösung. Weiter verbreitet sind Carbonsäuren (bei Carabidae Isobuttersäure und Isovaleriansäure), Ameisensäure (vor allem n-Undecan, sowie teilweisen n-Decan und n-Tridecan), die auch als Abwehrstoff gegen Räuber wirken kann, so z.B., wenn sie von *Pseudophonus* in einer Konzentration von 70–75% bis auf 20 cm Entfernung in feinen Tröpfchen verspritzt wird. Beim Goldlaufkäfer (*Carabus auratus*) ist es Methacrylsäure (mit 5% der homologen Tiglinsäure verunreinigt) und wieder bei anderen Käfern (Tenebrionidae und den Carabidentriben Chlaemiini und Scaritini) sind es Chinone (p-Benzochinon, Tolu-chinon, Äthylchinon und 2-Methyl-3-methoxy-p-benzochinon).

Die Abwehrwirkung gegen Angreifer ist am eindrucksvollsten bei Bombadierkäfern (dem Carabidentribus Brachynini). Zu ihrer Verteidigung stoßen sie aus ihrem Hinterende sichtbar und mit hörbarem Knall eine Chinonwolke aus, die auf insektenfressende kleine Wirbeltiere so unangenehm wirkt, daß sie die Käfer künftig nicht mehr angreifen. Sie entsteht in einer Explosionsreaktion aus in den Pygidialwehrblasen gespeichertem Hydroperoxid und Hydrochinon. Die Reaktion wird durch zwei Enzyme katalysiert (Fig. 58). Katalasen zersetzen Hydroperoxid zu Sauerstoff und Wasser. Peroxydasen bewirken die Umsetzung des Hydrochinons mit Hydroperoxid in Chinon und Wasser. Die Enzyme werden aus einzelligen Anhangsdrüsen in hoher Konzentration als 40–60%ige Eiweißlösung in die Vorkammern der Pygidialwehrdrüsen sezerniert. Bei jedem Schuß des Käfers wird in kleinen Mengen Explosionsgemisch in die stark sklerotisierten Vorkammern gedrückt und durch die dort gespeicherten Enzyme unter starker Wärmeentwicklung umgesetzt. Da die beiden aggressiven Eiweißgifte Hydroperoxid (in 25%iger Lösung) und Hydrochinon (100%ig) direkt in die Proteinlösung gelangen, ist es erstaun-

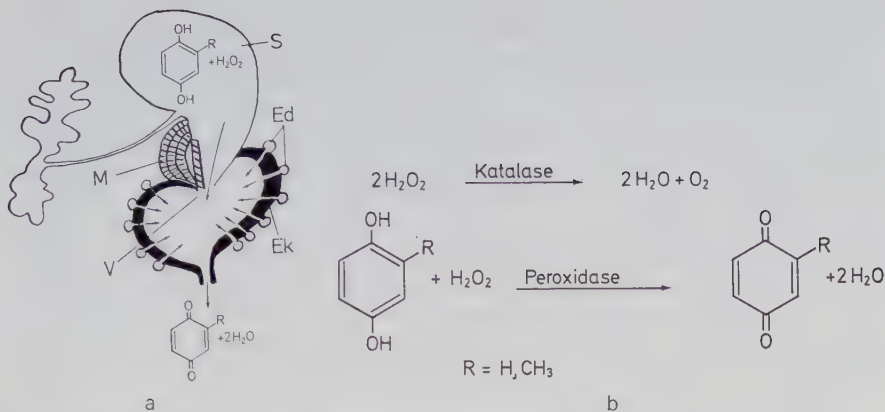


Fig. 58: Pygidialwehrdrüsensystem der Bombardierkäfer. (Nach SCHILDKNECHT 1970). Ed = Enzymdrüsen, Ek = Explosionskammer, M = Öffnungsmuskel des Sammelblasenventils, P = Pygidialdrüse, S = Sammelblase, V = Sammelblasenventil. Daneben Formeln für die beiden Umsetzungsreaktionen bei der explosionsartigen Zerlegung des Pygidialdrüsensekretes.

lich, daß der Käfer trotzdem bis zu 12mal hintereinander schießen kann. Die Katalasen sind wie bei den Wirbeltieren Haemoproteide mit Prohaematin IX als prosthetischer Gruppe, unterscheiden sich aber durch eine große Hitzebeständigkeit (Wirbeltierkatalasen werden bei  $62^\circ\text{C}$  völlig inaktiviert, die Käferkatalase zeigt erst bei  $70\text{--}80^\circ\text{C}$  maximale Wirksamkeit). Die (Polyphenol-)Peroxydase besteht aus drei stark basischen Enzymen und ähnelt in ihren Eigenschaften der Katalase. Auch sie enthält Haemoproteide und Prohaematin IX als prosthetische Gruppe. Sie zeichnet sich vor anderen tierischen und pflanzlichen Peroxydasen dadurch aus, daß sie nur Substanzen mit Hydroperoxid umsetzt, wenn die Möglichkeit der Chinonbildung aus den entsprechenden Phenolen besteht. Optimale Wirksamkeit zeigt sie nur gegenüber *o*- und *p*-Diphenolen. Bei der Reaktion wird eine erhebliche Wärme frei (man fürchtet sich zu verbrennen, wenn man eine herauspräparierte Blase während der Explosion auf der Hand hält), wovor das umgebende Gewebe durch einen starken Chitinmantel geschützt ist.

Das Sekret in den ebenfalls paarigen Pygidialblasen der Taumelkäfer (Gyrinidae), das Gyrinol, ist ein gelbes, öliges Norsequiterpen, dessen Funktion noch unbekannt ist. In der größeren der beiden Pygidialdrüsen des Kurzdeckenkäfers *Stenus bipunctatus* befindet sich Piperidinalkaloid mit noch unbekannter Funktion und in der kleineren der oberflächenaktive intramolekulare Äther 1,8-Cineol, der auf die Wasseroberfläche gebracht durch seinen Spreitungs-(Ausbreitungs-)druck dem Käfer soviel Rückstoß verleiht, daß er ohne Körperbewegungen auf der Wasserfläche pfeilschnell dahinfährt.

Die abdominalen Giftdrüsen der Hautflügler, die mit einem kompliziert gebauten Stachelapparat in Verbindung stehen, sind Anhangsdrüsen des weiblichen Geschlechtsapparates und kommen daher nur den Weibchen und bei den staatenbildenden Arten auch den Arbeiterinnen zu (S. 382).

1.6.3.7. Wasserkäfer scheiden bei Gefahr aus den Reservoirn paariger Prothoraxwehrrüsen eine weißliche Flüssigkeit aus, die für Fische und Amphibien ein Herzschlag und Atmung beeinflussendes Nervengift darstellt. Es handelt sich dabei hauptsächlich um  $\alpha,\beta$ -ungesättigte und  $\alpha,\beta,\gamma,\delta$ -ungesättigte  $C_{21}$ -Ketosteroide in artlich verschiedener Ausgestaltung. Fische werden dadurch eine Zeitlang ge-



lähmt und Erdkröten erbrechen gefressene Käfer sehr rasch wieder, um später trotz großen Hungers nie mehr einen solchen Käfer zu verschlucken. Diese Insektensterioide werden von den Käfern aus Cholesterin, Sitosterin oder ähnlich gebauten Steroiden aufgebaut, die sie mit der Nahrung aufnehmen müssen.

Die Metathoraxdrüsen der pilzzüchtenden Blattschneiderameise *Atta sexdens* scheiden ein nach Honig riechendes, flüssiges Sekret ab, ein aus Phenylelessigsäure, Indolyllessigsäure (Heteroauxin, ein pflanzlicher Wachstoffsstoff) und 1- $\beta$ -Hydroxydecan-säure (Myrmicacin) enthaltendes Gemisch, das je nach Konzentration seiner Komponenten sowohl wachstumshemmend als auch wachstumsfördernd auf Pilze wirken kann. So wird durch engen Kontakt der Arbeiterinnen mit den Pflanzenabschnitten, die sie als Substrat für ihre Pilzzucht eintragen, das Auskeimen der auf diesen unerwünschten Pilzsporen verhindert, während im Nest selbst die Konzentration des Carbonsäuregemisches so niedrig ist, daß das Wachstum des Speisepilzes der Ameisen erheblich gefördert wird (s. S. 477). Auch die Sekrete dieser Thoraxdrüsen sind Allomone.

1.6.3.8. Bei den Raupen mancher Schmetterlingsgruppen (z. B. *Euproctis*, *Thaumetopoea*) scheiden die trichogenen Zellen sehr kleiner (0,1–0,2 mm), mit Widerhaken versehener «Brennhaare» vielleicht auch ein Gift aus. Man schließt darauf, weil die in die Haut des Menschen eingedrungenen Haare eine Reaktion der Haut wie auf Histamin hervorrufen. Auch Extrakte der Haare haben eine ähnliche Wirkung wie die Haare selbst. Bei *Thaumetopoea* sitzen die Haare in Spiegeln auf vier gegeneinander beweglichen Plättchen der Abdominaltergite und werden von der Raupe bei der Kriechbewegung abgerieben, weshalb sie in der Luft herumfliegen und dem Menschen lästig werden können, ohne daß er eine Raupe berührt, und bei der Verpuppung in den Kokon eingewoben. Ihre Zahl ist sehr groß, bei einer erwachsenen Raupe etwa 630 000. Bei *Euproctis* sitzen sie auf bestimmten Abdominalwarzen. Bei den südamerikanischen *Automeris*-Arten haben die Weibchen unter ihren Hinterleibshaaren solche kleinen Brennhaare verborgen. Die Raupen anderer Familien (Lochliidiiden und Megalopygiden) besitzen Hautdornen mit einem Giftbehälter in ihrem Innern. Ihr Gift besteht aus Histamin oder histaminfreisetzenden Substanzen.

1.6.3.9. Von den Wehr- und Giftdrüsen schwer zu trennen sind die Stinkdrüsen, die bei Käfern und Wanzen weitverbreitet sind. Der vom Menschen wahrgenommene Geruch braucht, wie bei den Pygidialdrüsen der Käfer offenkundig ist, nicht der biologische Sinn der Drüsen sein, sondern kann lediglich eine Nebenerscheinung sein. Daß bei den Wanzen das Drüsensekret verdunsten und dadurch als Geruchsstoff wirken soll, geht aus der in Fig. 8 gezeigten Mikrostruktur der die Drüsenöffnung umgebenden Kutikula hervor. Bei den Wanzenlarven liegen die Stinkdrüsen (1 bis 3) in der Mittellinie der Abdominaltergite. Sie sind einfache Säcke, die aus Vertiefungen der Intersegmentalfalten entstanden sind. Wahrscheinlich sind sie aus paarigen Drüsen (wie noch bei den Pentatomiden auf dem 4. Segment) durch Verschmelzung entstanden. Die Drüsenzellen, die durch ein geschlängeltes, sich zu einer Blase im Innern erweiterndes Röhrchen, einer Ausstülpung der dünnen kutikularen Auskleidung des Drüsensackes (Fig. 53 d), ausgezeichnet sind, liegen nur auf der ventralen Seite der Tasche, während deren dorsale Seite von einem einfachen Epithel gebildet wird. Bei den Imagines verschwinden diese Drüsen. Ihre Funktion übernehmen die Thorakaldrüsen, die auf der Ventralseite des Metathorax liegen (Fig. 197 c). Ursprünglich waren auch diese Drüsen paarig, jetzt sind sie aber meistens unpaar, haben allerdings immer zwei Ausgänge, die auf jeder Seite vor oder



seitlich von den Hüften des 3. Beinpaars liegen. Ihr Bau und der ihres Verschlußapparates kann sehr kompliziert sein. Ihr übler Geruch ist für viele Wanzen, z.B. die Bettwanzen sehr charakteristisch, wo er bei empfindlichen Personen Übelkeit hervorrufen kann. Wahrscheinlich ist er auf das Vorhandensein von Cimicinsäure ( $C_{15}H_{28}O_2$ ) zurückzuführen. Er kann aber bei anderen Arten auch angenehm zimtartig sein. Für die allgemeine Annahme, daß er zur Abwehr von Feinden dient, spricht, daß von den großen Tesseratominen auf den Sundainseln das Sekret dieser Drüse mehrer Meter weit weggespritzt werden kann. Dagegen ist diese Deutung für unsere Wanzen schwer erschüttert worden, ohne eine andere Deutung zu geben.

1.6.3.10. Seidendrüsen sind bei den Insekten weit verbreitet. Sie werden meistens von Labialdrüsen gebildet, außerdem aber auch von Malpighigefäßen und Hautdrüsen (s. Tabelle 4). Die Seide ist ein aus Albuminoiden bestehendes, in Fadenform ausgeschiedenes Sekret, das an der Luft erhärtet und zur Herstellung von Gespinsten verwendet wird, die bei den verschiedenen Insektengruppen recht verschiedene Aufgaben haben können. In erster Linie tritt die Seidenproduktion im Larvenstadium auf, selten bei Imagines. Bei den Diaspididae (Schildläusen) sind sie Hautdrüsen und liegen am Körperrand, besonders am Abdomenende (Fig. 204, die gabelförmigen Auswüchse zwischen Lappen und Platten). Sie werden von mehreren verschieden gebauten Zellen zusammengesetzt: einer oder zwei tiefer gelegenen Seidendrüsen, die einen sehr langen Ausführgang haben, der sich distal etwas erweitert und in einen chitinösen Tubulus fortsetzt, der in einer langen oder kurzen Borste oder in einem verdickten Chitinbecher nach außen führt. Hier münden noch zwei andere Drüsen, die den von der Seidendrüse ausgeschiedenen Faden mit einer gegen Chemikalien sehr widerstandsfähigen Außenschicht umgeben.

Tab. 4. Übersicht über die Verbreitung der Seidensekretion bei den Insekten.

Vorkommen von Seidendrüsen	Sitz der Seidendrüsen	Verwendung der Seide
Embioptera Larven u. Imagines	im ersten Glied des Vorder-Tarsus	Auskleidung ihrer Wohn- und Brutröhren in der Erde u. unter Baumrinde
Orthopteroidea, Saltatoria: Gryllacrididae ( <i>Gryllacris</i> , <i>Camptonotus</i> , <i>Neanias</i> ) Larven u. Imagines	in den besonders reich verzweigten Labialdrüsen	zum Zusammenspinnen von Blättern oder Blattabschnitten zu Wohnstätten
Copeognatha Larven u. Imagines	in Labialdrüsen	zur Herstellung von Schutz- und Fallnetzen
Rhynchota, Coccina: Diaspididae Larven u. Imagines	als Hautdrüsen am Hinterrand des Körpers	als kokonartige Hülle um den Körper und die abgelegten Eier, allein z.B. bei <i>Eriopeltis</i> oder zusammen mit den abgeworfenen Larvenhäuten z.B. bei <i>Lepidosaphes</i>

Hymenoptera, 1. bei den Larven fast aller Familien mit Ausnahme einer Anzahl der ständig in Pflanzen oder in Insekten lebenden und sich verpuppenden Arten	in Labialdrüsen, bei einigen Chalcidoidea wirken Labialdrüsen und Malpighigefäße zusammen	1. Zur Herstellung von Puppenkokons, bei gewissen Blattwespen (Pamphilidae) zum Bau von Wohnröhren od. Gemeinschaftsgespinsten. Die Weberameisen ( <i>Oecophylla</i> ) verwenden ihre Larven als Rocken und Schiffchen zum Zusammenweben von Blattnestern 2. als Schutzgewebe über den Brutzellen
2. bei der Imago von <i>Psenulus</i> (Crabronidae)	?	
Coleoptera, 1. bei Carabiden-Larven (z.B. <i>Lebia scapularis</i> ) 2. bei Ptiniden-Larven (z.B. <i>Niptus hololeucus</i> )	in erweiterten proximalen Abschnitten der Malpighigefäße in den Endstücken der Malpighigefäße und in einem differenzierten Anhang des Enddarmes	Herstellung der Puppenkokons „
3. bei Larven von <i>Lucanus</i>	in Munddrüsen	„
4. bei Donacien-Larven	in 2 der 6 Malpighigefäße	„
5. bei Curculioniden-Larven z.B. a) der Lissorhoptrini, die an Reis unter Wasser leben; b) der <i>Phytonomus</i> -Arten und c) der <i>Cionus</i> -Arten	in den Speicheldrüsen nach Beendigung der Ernährungsperiode oder in den Malpighigefäßen	a) Schleimkokons im Wasser b) Gitterkokons
6. bei den Weibchen der Hydrophilidae	in Anhangdrüsen der Genitalorgane	c) papierartige Kokons zur Herstellung der Eikokons
Siphonaptera-Larven	in Labialdrüsen	Herstellung der Puppenkokons
Planipennia-Larven	in den Malpighigefäßen	zur Herstellung der Puppenkokons
Mecoptera-Larven	in Labialdrüsen	zur Herstellung der Puppenkokons
Trichoptera-Larven	in Labialdrüsen	zur Herstellung von Larvenköchern, Fangnetzen und Puppenkokons
Lepidoptera-Larven	in Labialdrüsen	zur Herstellung von Raupenköchern, -nester, -röhren, -leitern und Puppenkokons
Diptera: Familie: Empididae <i>Empis</i> - und <i>Hilara</i> -Männchen	in Tarsengliedern	Gespinst zur Überwältigung der Beute, als Werbemittel für die Begattung

Die Seidenfäden bilden einen Kokon um den Körper, der nach hinten über die 700–1500 abgelegten Eier verlängert wird (*Eriopeltis*), oder unter Einschluß der Larvenhäute einen dicken Schild auf der Dorsalseite und – allerdings nicht immer – ein dünnes Häutchen auf der Ventralseite (*Lepidosaphes*). Durch pendelnde Bewegung des Hinterleibsendes entsteht die Querschichtung des Schildes.

1.6.3.11. Pheromondrüsen sind Hautdrüsen, deren Sekret eine Nachricht anderen Individuen derselben Art übermittelt. Sie wirken als sexuelle Lockdrüsen und Alarmdrüsen und wirken bei den staatenbildenden Insekten hemmend auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane der Arbeiterkaste. Auf sie wird ebenso wie auf die Lockdrüsen der Symphilen im ökologischen Teil ausführlicher eingegangen (S. 482).

### 1.6.4. Aufgaben der Kopfdrüsen

Die Kopfdrüsen dienen primär der Nahrungsverarbeitung, die Labialdrüse insbesondere ist eine Speicheldrüse, die die Nahrung anfeuchtet, physikalisch oder durch Enzyme (Carbohydrasen) löst oder bei Nahrungsspezialisten Sonderaufgaben übernimmt, wie die Anästhetisierung und die Verhinderung der Blutgerinnung bei manchen Blutsaugern (Abgabe von Antikoagulin) oder Giftwirkung, wodurch ein vermehrter Blutstrom des Opfers zur Stichstelle des Blutsaugers bewirkt wird oder bei Räubern die Beute gelähmt wird. Bei der Honigbiene bilden sie die Futtersaftdrüsen (s. S. 144, Fig. 86). Das Sekret der Maxillardrüsen ermöglicht beim Ameisenlöwen die rasche Abtötung der Beute. Schließlich gibt die Labialdrüse nicht selten Eiweißstoffe ab, die an der Luft zu Seidenfäden erhärten (s. Tabelle 4).

Als Beispiel dafür dienen die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen. Sie sind paarige, lange, vielfach gebogene Schläuche und erfüllen einen großen Teil der Körperhöhle der Raupen. Die dünnen hinteren Enden der Drüsenschläuche enthalten die seidebildenden Zellen. Ihr Sekret wird in schlauchförmigen, viel weiteren Reservoiren gespeichert, von denen je ein dünner «Seidengang» zu dem gemeinsamen Ausführungsgang zieht, der von kräftigen Muskeln, der «Seidenpresse», umgeben wird, durch die die zwei zylindrischen Seidenstränge in ein abgeflachtes Band verwandelt werden. Zwei kleine Drüsen, die Lyonnetschen Drüsen, münden in den gemeinsamen Ausführgang. Sie scheiden wohl die Kittsubstanz ab, durch die die beiden Fäden zu einem einheitlichen Faden zusammengekittet werden. Durch die Spinndüse, die in der Mitte der Unterlippe auf einer durch die Verwachsung der Innenladen gebildeten, oft zungenförmigen Verlängerung liegt, wird der Seidenfaden ausgepreßt.

Die chemische Zusammensetzung des Seidenfadens ist folgende:

			Glykopol	66,5 %
			Alanin	21,0 %
1. Fibroin, ein elastisches Protein	53,67 %	}	Leucin	1,5 %
			Arganin	1,0 %
			Tyrosin	10,0 %
			Serin	29 %
2. Serizin, ein gelatinöses Protein	20,36 %		Alanin	46 %
			Leucin	25 %
3. andere Eiweißstoffe	24,43 %			
4. Wachs	1,39 %			
5. Fett und Harz	0,10 %			
6. Farbstoff	0,05 %			

Das Fibroin, das vom hinteren Teil der Spinndrüse abgeschieden wird, ist stark bakterientötend und eiterverhindernd (weshalb Seidenfäden in der Chirurgie zum Nähen von Wunden verwendet werden). Bei seiner Entstehung ist das Sekretionsprodukt der Seidendrüsen, das Fibroinogen, wasserlöslich; aber beim Strecken und Durchpressen durch die Spinndüse werden die geknäuelten Längskettenmoleküle gestreckt und denaturiert. Das mechanische Pressen bringt reaktive Gruppen zusammen, die sonst durch Hydrathüllen getrennt bleiben würden. Infolgedessen werden die Ketten zu dem zähen, unlöslichen Produkt Fibroin verbunden, in dem die Moleküle kristallinisch in der Faserlängsachse geordnet sind.

Das Serizin wird vom mittleren Abschnitt der Spinndrüse abgeschieden. Es ist in warmem Wasser oder in Seifenwasser leicht löslich.

## 1.7. Der Darm und die Malpighigefäße

Der in einfachen Fällen (Fig. 4b) den Körper als gerades Rohr durchziehende Darm setzt sich aus dem ektodermalen Stomodaeum, das zum Vorderdarm wird, dem entodermalen Mitteldarm und dem Hinterdarm zusammen, der aus dem ektodermalen Proctodaeum entsteht (s. S. 186).

Vorder- und Hinterdarm sind ihrer Herkunft entsprechend mit einer chitinen, inneren Kutikularlage, einer Intima, versehen, die dem Mitteldarm fehlt. Im übrigen besteht die Darmwand durchweg aus einem nach innen gewandten einschichtigen Epithel, dem außen als Abkömmlinge der mesodermalen Splanchnopleura eine dünne Membrana (Tunica) propria und eine Peritonealhülle aufliegt, deren Hauptbestandteil (neben wenig Bindegewebe) eine Muskelschicht (Muscularis) ist. Letztere setzt sich aus meist netzartig miteinander verbundenen Ring- und Längsmuskelfasern zusammen.

### 1.7.1. Der Vorderdarm (Fig. 59)

beginnt, wie oben beschrieben (S. 59), mit der Mundöffnung (M), die den Eingang zum Pharynx (Ph) bildet. Dieser ist ein mit starker Ringmuskulatur versehenes Rohr, dessen Hohlraum durch radial verlaufende, an der Stirnfläche, dem Scheitel und dem Tentorium entspringende Muskeln erweitert werden kann (Dilatatoren). Beide Muskelgruppen besorgen das Schlucken des in der Praeoralhöhle mit Speichel versetzten und von den Molae der Mandibel zerkleinerten Bissens, der vom Pharynx durch die Speiseröhre (Ösophagus, Ös) in den Kropf (Kr, Inguvies) gelangt. Die letzten beiden Abschnitte haben eine dünne, in Längsfalten liegende Intima und schwache Ring- und Längsmuskeln, während der folgende Abschnitt, der Kaumagen (Proventriculus, Prov), beide Muskellagen in sehr starker Ausbildung zeigt (Fig. 60b, c). Die Intima ist bei ihm zu regelmäßigen Längsreihen kräftiger Zähnchen ausgestaltet (Fig. 60a) die den im Kropf gehäuften Nahrungsbrei durchkauen, filtern und nur genügend feine Teile in den Mitteldarm übertreten lassen. Den Übertritt regelt die Ringmuskulatur als Schließmuskel und als Rücklaufventil die Valvula cardiaca (V. card), eine vom Vorderdarm gebildete Epithelringfalte, die in die Mitteldarmhöhle hineinhängt. Ein bei Larven vorkommender Ring teilungsfähiger Zellen, der Imaginalring, die Zuwachszone für den Vorderdarm, liegt am Übergang der Valvula in den Mitteldarm und erweist die Zugehörigkeit der ersteren zum Vorderdarm.



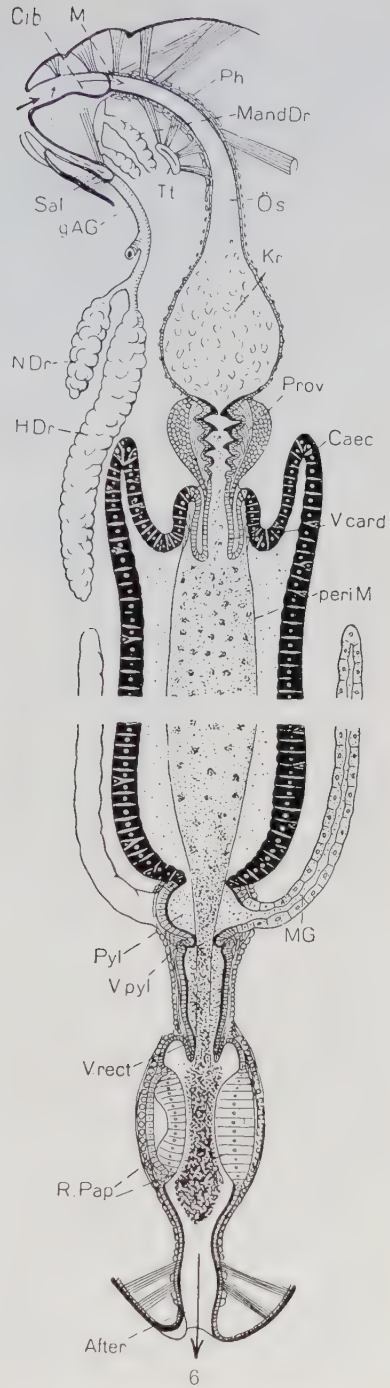


Fig. 59: Typischer Bauplan des Insekten-  
darms, medianer Längsschnitt. Die Kopf-  
drüsen der rechten Seite sind (plastisch) mit  
dargestellt. Mitteldarm schwarz mit weißen  
Kernen, Kutikula schwarz.

Caec = Caecum, Cib = Cibarium, gAG =  
gemeinsamer unpaarer Ausführungsgang der paa-  
rigen Labialdrüsen, HDr = deren Haupt-  
drüse, Kr = Kropf, Mand Dr = Mandibel-  
drüse, dahinter die Maxillendrüse, MG =  
Malpighigefäß, M = Mund (Pharynxein-  
gang), NDr = Nebendrüse der Labialdrüse,  
Ös = Ösophagus, periM = peritrophische  
Membran, Ph = Pharynx, Prov = Proventri-  
culus, Pyl = Pylorus, R. Pap = Rectalpapille  
links doppelschichtig hohl, rechts einschich-  
tig), Sal = Salivarium, V. card, pyl, rect =  
Valvula cardiaca, pylorica, rectalis, Tt =  
Tentorium. Weitere Erklärungen im Text.

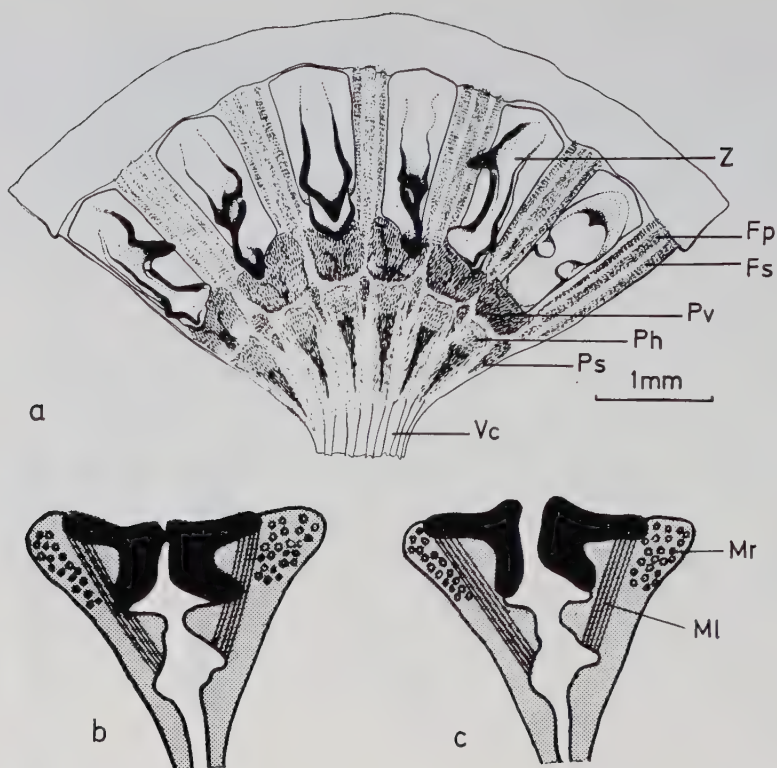


Fig. 60: **Kaumagen** der Amerikanischen Schabe. a aufgeschnitten und ausgebreitet, Innenansicht, b, c schematische Längsschnitte b bei geschlossenen und c geöffneten Chitinzähnen (a nach JUDD, b, c nach DAVEY & TREHERNE aus GUTHRIE & TINDALL). Fp = primäre, Fs = sekundäre Falten, Ml = Längsmuskeln zum Öffnen, Mr = Ringmuskeln zum Schließen der Chitinzähnen, Ph = hintere, Ps = sekundäre, Pv = vordere Reibepolster, Vc = Valvula cardiaca, Z = Chitinzähnen.

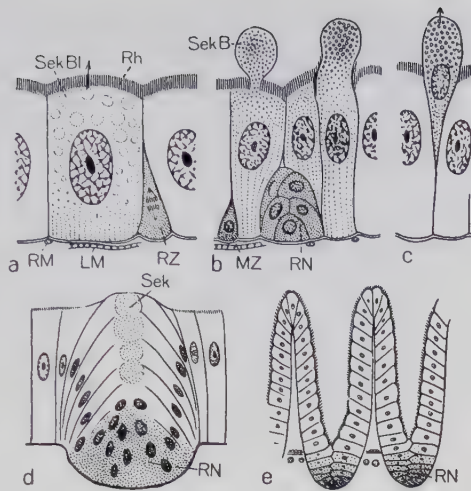
### 1.7.2. Der Mitteldarm (Fig. 4b, MD, Mesenteron, Chylusdarm)

reicht nach vorn meist nicht weit in den Thorax hinein und bildet ein weites, primär ungegliedertes Rohr, an dessen Wand die hohe Epithellage den Hauptanteil hat; die Muscularis ist gewöhnlich nur schwach entwickelt. Als Anhänge finden sich ursprünglich höchstens kranzförmig oder paarig um die Einmündung des Vorderdarms angeordnete Blindsäcke (Caeca), die denselben Feinbau haben wie der übrige Mitteldarm. Die Aufgaben des Mitteldarms, bestehend in der Sekretion von Verdauungssäften (Enzyme) und der Resorption der aufgeschlossenen Nahrungsstoffe, werden von den Epithelzellen erfüllt (Fig. 61):

Das Epithel ist innen von einem Rhabdrium, einem Saum unbeweglicher Stäbchen (Mikrovilli) begrenzt, die die bei der Resorption wirksame Zelloberfläche vergrößern. Zwischen ihnen oder sie zerstörend drängen sich die Sekrete in die Darmhöhle. Sie bilden sich wie bei den Hautdrüsen zuerst als Körner, wandeln sich dann in Bläschen, die

Fig. 61: Das Mitteldarmepithel, Sekretion und Regeneration. Schemata a Apokrine Sekretion und einzelne Regenerationszelle. b Merokrine Sekretion (ballenförmig, rechts unter Zerstörung des Stäbchensaums) und Regenerationsnest, das aus einer Mutterzelle (MZ) entstanden ist. c Holochrine Sekretion d, e Regenerationskrypten, verschieden weit nach außen vorgewölbt.

Rh = Rhabdorium, RZ = Regenerationszelle, RM = Ringmuskeln, RN = Regenerationsnest, Sek = Sekret, SekBl = Sekretblase, SekB = mit Sekret beladener Plasmaballen.



in den Darm entleert werden (apokrine Sekretion, a) oder drängen sich gehäuft in Ballenform an die freie Zelloberfläche und werden dort abgeschnürt, um erst in der Darmhöhle zu zerfallen (merokrine Sekretion, b). Zuweilen zerfällt dabei der ganze Zellteil in Sekret, wobei der Stäbchensaum zerstört wird, zuweilen tritt auch die ganze Zelle samt Kern aus dem Epithelverband und zerfällt (holokrine Sekretion, c). Die Resorption findet in den Pausen zwischen den Sekretionsstößen der einzelnen Zellen oder an besonderen, nicht mit der Sekretion befaßten Stellen des Mitteldarmepithels statt. Sie ist bei den Insekten niemals Phagozytose, sondern stets Permeation, d. h. Eintritt von diffusionsfähigen Stoffen (mit Einschluß von Kolloiden, nicht nur echte Lösungen) durch die Zellmembran in den Zellkörper. Sie erfolgt als physikalische oder, unter spezifischer Mitarbeit der Zellmembran, als physiologische Diffusion oder schließlich als Resorption im engeren Sinn, d. h. unter Mitarbeit der ganzen Zelle, welche die unter Auswahl aufgenommenen Stoffe verarbeitet und schließlich an das Blut zum Abtransport weitergibt.

Nach elektronenoptischen Untersuchungen liegt unter jedem Stäbchen (Fig. 62, St) ein Basalkorn (BK). Das Endoplasmatische Reticulum (Ergastoplasma) (ER) besteht aus einem ausgedehnten flächigen System (konzentrisch gelagerter) nicht untereinander in Verbindung stehender Membranen, deren Wände mit Granula, den Ribosomen (Prosekretkörnchen?), versehen sind und osmophile, dunkel gefärbte Strukturen umschließen. Dicht daneben liegt der Golgiapparat (G) mit 4 bis 5 Doppelmembranen und eingeschlossenen Kanälchen (vesikulären Elementen). Von der auch elektronenoptisch strukturlos erscheinenden Basalmembran (BM) erstreckt sich in den Zellkörper nahe dem Kern (N) das Basale Labyrinth (BL), extrazelluläre Spalträume, die durch Einfaltungen der Basalmembran entstehen und deren Funktion noch unbekannt ist. Vielleicht spielen sie eine Rolle als Ionentransportwege.

Während die Muscularis auch des Mitteldarms innerviert ist und die Darmperistaltik dementsprechend durch Nervenreize geregelt werden kann, fehlt den Epithelzellen die Innervierung, ihr Tätigkeitsrhythmus wird durch Wirkstoffe gesteuert.

Die im Verlauf aufeinanderfolgender Sekretionsstöße erschöpften Zellen werden allmählich oder, bei der Häutung, auf einmal durch junge Zellen ersetzt, die aus Regenerationsherden stammen. Diese liegen entweder als einzelne teilungsfähige Regenerationszellen (Fig. 61a, RZ) oder als mehrzellige Regenerations-



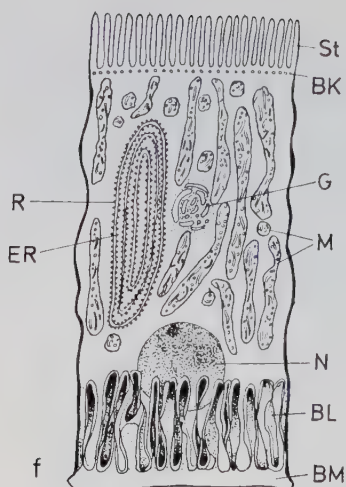


Fig. 62: Elektronenmikroskopisch sichtbar gemachte Strukturen einer Mitteldarmzelle von *Hylotrupes bajulus* in schematischer Darstellung. (Nach SCHMIDT & AHLBORN 1970).

BK = Basalkörner, BL = Basales Labyrinth, BM = Basalmembran, ER = Endoplasmatisches Reticulum, G = Golgiapparat, LM = Längsmuskel, M = Mitochondrien, MZ = Mutterzelle, N = Nucleus, R = Ribosomen, St = Stäbchensaum, Mikrovilli

nester (Nidi, Fig. 61b, d, e, RN) basal zwischen den Epithelzellen. Die Nester geben nach allen Seiten Zellen ab und sind vielfach nach außen als mehr oder weniger weit vorspringende Regenerationskrypten vorgewölbt (Fig. 61d, e).

Das Mitteldarmepithel ist bei den Insekten schleimdrüsenlos und daher harten Nahrungskörpern gegenüber empfindlich. Als schützende, aber für Enzyme und aufgeschlos-

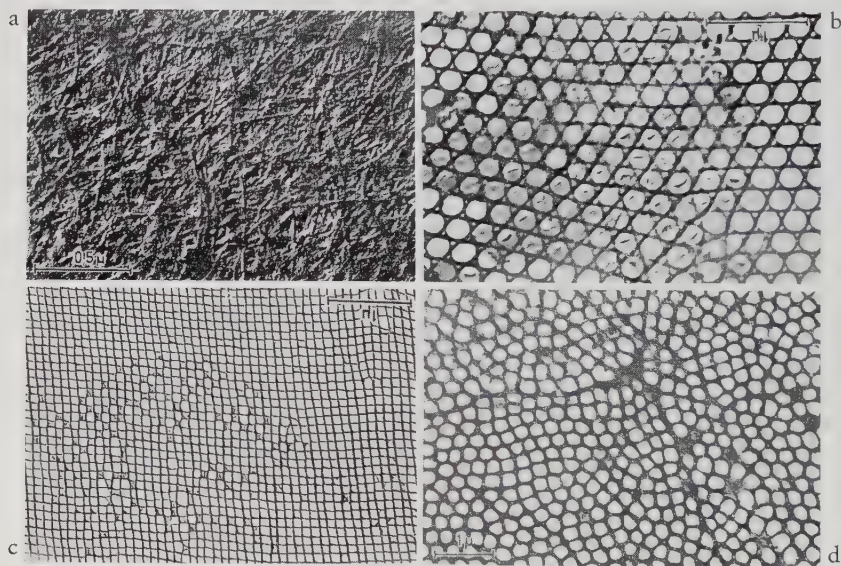


Fig. 63: Peritrophische Membranen bei verschiedenen Insekten. a filzartige Struktur bei *Lepismachilis* (Vergr. 26250  $\times$ ), b wabenartige Struktur bei der Larve von *Oryctes nasicornis* (Vergr. 12950  $\times$ ), c Gitterstruktur bei *Dermestes lardarius* (Vergr. 11100  $\times$ ), d Gewebe mit Nähten bei *Conocephalus dorsalis* (Vergr. 7000  $\times$ ). (Nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen von W. PETERS 1969).



sene Nahrungsstoffe unbeschränkt durchlässige Hülle legt sich, vor allem bei Formen mit kauenden Mundwerkzeugen und fester Kost, um den Nahrungsbrei ein einfacher oder aus mehreren Lamellen zusammengesetzter Hohlzylinder, die **peritrophische Membran** (Fig. 59 peri M), die bis in den Hinterdarm hineinreicht und oft noch im Kot nachzuweisen ist. Sie fehlt vielfach bei Formen mit flüssiger Kost (Hemipteren) oder extra-intestinaler Verdauung (s. S. 99, *Panorpa*, *Dytiscus*). Zum Unterschied vom Valvula-trichter, der aus losgelösten Intimateilen der ektodermalen Valvula cardiaca besteht und ebenfalls als Lamellenzylinder in den Mitteldarm hineinhängen kann, ist die peritrophische Membran eine Bildung des Mitteldarmepithels, entstanden durch Sekretion, aber allerdings nach Art einer Kutikularbildung verfestigt und verdichtet. Sie baut sich aus elektronenmikroskopisch nachweisbaren Chitinfibrillen auf, die in eine später mehr oder weniger wieder zerstörte Grundmasse aus Protein eingebettet sind. Die Chitinfasern bilden entweder einen unregelmäßigen Filz (Fig. 63 a) oder ein wabiges (b) bzw. gitterförmiges Gewebe (c). Manchmal lassen sich in dem Gewebe hexagonale Nähte erkennen (d), die bei der Abscheidung an den Zellgrenzen entstanden sein sollen. Da bei der Waben- und Gitterstruktur der fibrillenfreie Raum dem Durchmesser der Mikrovilli entspricht, nimmt man an, daß die Chitinfasern um jeden Mikrovillus herum ausgeschieden werden. Abgesondert wird die peritrophische Membran entweder vom ganzen Mitteldarmepithel oder vom vorderen Mitteldarmabschnitt oder schließlich nur von einem um die Valvula cardiaca herum gelegenen Ring spezialisierter Mitteldarmzellen. Wenigstens im letzten, besonders häufigen Fall wächst die Membran von ihrer Bildungsstelle aus ständig nach rückwärts weiter, die Bluträume und die ringförmigen Intimaverdickungen, die in bzw. an der Vavula auftreten können, scheinen dabei zusammen mit dem benachbarten Mitteldarmabschnitt als Cardiapresse der mechanischen Verdichtung der hier besonders haltbaren Membran zu dienen.

### 1.7.3. Der Hinterdarm

besitzt eine kräftige Ringmuskulatur und Längsmuskeln, die innerhalb und außerhalb der Ringmuskeln laufen können. Er besteht im typischen Fall aus drei Abschnitten:

1. Der Pylorus, an dessen Übergang in den Mitteldarm bei vielen Larven der Imaginalring des Hinterdarms liegt, nimmt die Malpighischen Gefäße auf und bildet hinter der Mündung die Valvula pylorica (V. pyl), eine stark muskulöse Epithelfalte, die den Austritt des Mitteldarminhalts regelt und, ebenso wie die Valvula rectalis, am Weitertransport und an der Zerstörung der peritrophischen Membran beteiligt sein kann.

2. Der mittlere Hinterdarmabschnitt ist meist als «Dünndarm» (Ileum) und «Dickdarm» (Colon) röhrenförmig und leitet die Nahrungsreste samt den Produkten der Malpighigefäße in

3. das Rectum (Enddarm, Mastdarm), das gewöhnlich zu einer muskulösen Blase erweitert ist, an seinem Eingang eine als Ventil wirkende Valvula rectalis (V. rect) haben kann und am Ende unter Bildung des Afters mit einem Ringmuskel als Schließmuskel in die Innenwände der Analklappen übergeht.

Die Wände des Rectums tragen gewöhnlich Epithelverdickungen, **Rectalpapillen** (RPaP), die nach innen vorspringen, einwandig (Fig. 59 rechts) oder doppelwandig (im letzten Fall kompakt oder hohl, Fig. 59 links) sind und ursprünglich in 3- bis 6-Zahl auftreten. An ihrer Bildung beteiligen sich vielfach Blutzellen, die in die Darmwand eindringen und unter dem Epithel in ungeordneten Haufen liegen bleiben oder, bei den doppelwandigen Papillen, sich zu dem Pseudoepithel ordnen, das die äußere, tiefere

Schicht der Papille bildet. Während man früher die Papillen allgemein für Drüsen hielt, gelten sie jetzt für Orte besonders intensiver Wasserresorption. In manchen Fällen tragen sie außerdem zur Zerstörung der peritrophischen Membran bei (Dipteren).

#### 1.7.4. Die Malpighigefäße (Fig. 4, 59, MG)

münden als blind endende, meist unverzweigte Schläuche in den Pylorus. Ihre Einmündungsstellen liegen im Regelfall kranzförmig vor der Valvula pylorica, doch gibt es in dieser Hinsicht wie in der Zahl und feineren Ausgestaltung der Gefäße große Unterschiede. Auch die Entstehung ist vielleicht nicht in allen Fällen gleich. Als typisch darf aber ohne Zweifel die ektodermale Abkunft der Malpighigefäße gelten, wenn auch ihre Zellen keine kutikulare Intima, sondern einen Mikrovillisaum besitzen, der oft große Ähnlichkeit mit dem Rhabdorium der Mitteldarmzellen hat und im Verlauf eines Gefäßes verschieden gebaut sein kann (z.B. bei der Wanze *Rhodnius* ist er im proximalen Drittel ein Bürstensaum aus getrennten Mikrovilli und im distalen Abschnitt ein Wabensaum, wobei die Enden der Mikrovilli zu einem Wabenmuster miteinander verbunden sind). Die Zellen selbst sind groß, springen nach innen vor und bilden in ihrem Plasma Vakuolen oder gefärbte Einschlüsse, die später, oft in veränderter Form, als Exkrete (s. unten) im Hohlraum der Gefäße in Erscheinung treten. Ring-, Längs- und spiralig verlaufende Muskelfasern und elastische Fasern können in der Wandschicht der Gefäße vorkommen und eine Windebewegung ermöglichen.

Hinsichtlich der Zahl der Gefäße unterscheidet man Oligonephria (weniger als acht) und Polynephria (über acht Gefäße). Am häufigsten sind gerade Zahlen. Die Ausgestaltung der Form kann zu einer Verzweigung, zur Verdickung von Endabschnitten oder zur Verwachsung von je zwei Gefäßen mit ihren Enden führen.

#### 1.7.5. Die Aufgabe des Darms

besteht zunächst in der Fortsetzung der von den Mundwerkzeugen eingeleiteten Zerkleinerung der Nahrung (Vorderdarm) und der chemischen Aufschließung der drei Gruppen organischer Hauptnährstoffe, der Eiweißkörper, der Kohlenhydrate und der Fette.

Dabei beteiligt sich in der Regel eine im Speichel enthaltene Amylase, also ein stärke-spaltendes Enzym, zu dem sich im Mitteldarm weitere Carbohydrasen (Amylase, Maltase, Invertase, Lactase), Proteasen und Peptidasen, d.h. eiweiß-spaltende, sowie Lipasen, d.h. Fette spaltende Enzyme gesellen. Im Mitteldarm wirkt also auf den Nahrungsbrei ein **Enzymgemenge** ein; höchstens in einer ungleichen Verteilung z.B. der verschiedenen eiweißspaltenden Enzyme auf die Bezirke des Mitteldarms kann man Andeutungen einer Enzymkette erkennen, wie wir sie von den Wirbeltieren her kennen. Allgemein gilt, je vielseitiger die Nahrung, um so zahlreicher die Enzyme.

Für Allesfresser, wie die Schaben, oder für Räuber ohne strenge Spezialisierung, wie die Laubheuschrecken, gilt das Vorstehende in vollem Umfang. Bei Räubern und Aasfressern überwiegen die Proteasen und Lipasen, bei Pflanzenfressern die Carbohydrasen, bei extremen Nahrungsspezialisten kann die Enzymproduktion sogar ganz auf eine Enzymgruppe beschränkt sein, z. B. auf Proteasen bei Blutsaugern (*Glossina*), auf Inver-

tase bei Formen, die ausschließlich von Blütensäften leben. Auch über das Gewöhnliche hinausgehende Verdauungsfähigkeiten kommen vor. Sie beruhen in vielen Fällen auf der Produktion besonderer Enzyme: Cellulase gibt es z. B. bei holzfressenden Bockkäferlarven, Hemicellulase ebenfalls bei vielen Käferlarven, Lichenase, ein Reservecellulose spaltendes Enzym bei der *Cossus*-Raupe und wieder bei zahlreichen Käferlarven, Collagenase, ein Bindegewebe lösendes Enzym, bei der fleischfressenden *Lucilia*-Larve, Glykogenase bei anderen Dipterenlarven und manchen Raupen, Chitinase im Speichel gewisser räuberischer Wanzen und anderer Insekten (Libellen).

In anderen Fällen handelt es sich lediglich um eine Erweiterung der Tätigkeit der gewöhnlichen oder wenig veränderten Enzyme durch besondere Bedingungen. So beruht die Verdauung von Keratin bei der Kleidermottenraupe und anderen Hornfressern darauf, daß ihr Darm über ein Reduktionsvermögen verfügt und dadurch das Keratin für die vorhandenen, gegen Reduktion selbst kaum empfindlichen Proteasen aufschließbar macht (s. auch S. 456). Bei der Kleidermotte kommt es unter Beteiligung eines besonderen Enzyms zu einer Weiterverdauung des bei der proteolytischen Verdauung abfallenden, von den wollfressenden Dermestidenlarven mit dem Kot ausgeschiedenen Cysteins. Bei der Wachsverdauung der *Galleria*-Raupe bleiben die Kohlenwasserstoffe ganz unangegriffen, nur die hochmolekularen Alkohole, die Fettsäuren mit langen Ketten und ein Teil der Ester, im ganzen nicht einmal 40% des reinen Waxes, werden von der vorhandenen spezialisierten Lipase und durch ein symbiotisch im Darm lebendes Bakterium verdaut.

Symbionten spielen auch bei der Celluloseverdauung vieler Formen eine wichtige Rolle (s. S. 508).

Der Speichel enthält statt Amylase höchstens einmal Invertase (Honigbiene), oft ist er enzymfrei und hat besondere Funktionen (Blutsauger, S. 483).

Bei manchen Räubern (z. B. Aephaga, Planipennia) und Aasfressern (*Panorpa*) kommt **extraintestinale Verdauung** vor. Dabei wird der Mitteldarmsaft ausgebrochen und die Nahrung von ihm schon außerhalb des Mundes verflüssigt. Nach Untersuchungen am Ameisenlöwen (*Euroleon nostras*) ist das enzymhaltige Regurgitat nicht mit Nahrungsbrei vermischt, sondern das reine Sekret der Mitteldarmzellen, das vielleicht durch die peritrophische Membran vom Nahrungsbrei abgehalten wird und im Kropf in einer durch die Muscularis abgefaltete ventrale Rinne am Kropfinhalt vorbei in den Mundraum geführt wird, um durch den von Maxille und Mandibel gebildeten Kanal der Zange (s. S. 362 Fig. 240 a) in das Beutetier ergossen zu werden. Auch bei der *Dytiscus*-Larve wird der Verdauungssaft des Mitteldarms durch einen Kanal der Mandibel in die Beute gepreßt. Bei anderen Räubern sind die Speicheldrüsen die einzigen Enzymlieferanten.

Die **Verdauung** erfolgt in der Regel hauptsächlich im Mitteldarm, nur bei den Termiten erst im Hinterdarm. Die Insektenprotease wirkt gewöhnlich bei einem pH über 7 (ähnlich wie Trypsin bei den Säugetieren). Pepsinartige Enzyme, deren optimale Wirkung bei pH 2,4 möglich ist, sind selten. Bei den meisten Insektenarten reagiert der Darminhalt neutral, nur bei Raupen regelmäßig alkalisch (pH 9–10). Durch die Vorderdarminnima findet kaum eine Resorption der Nahrung statt, höchstens im Kropf der Schabe die von Fetten. Der Mitteldarm ist die Hauptresorptionsstätte. Er wird dabei vom Hinterdarm unterstützt, dessen Intima permeabel ist. Die peritrophische Membran (s. S. 97) hält die Nahrungspartikeln von den Darmzellen ab. Infolgedessen können letztere nur Stoffe aufnehmen, die gelöst durch die Maschen der peritrophischen Membran (Fig. 63) gelangen können, also die Zucker von den Kohlehydraten, die Aminosäuren von den Proteinen und die Fettsäuren oder in ihnen emulgiertes Fett von den Fetten. Die Bedeutung des Darmtrakts für den Zwischenstoffwechsel ist gering, wenn auch in seinen Zellen Proteine und Polysaccharide synthetisiert werden können. Im Hinterdarm wird schließlich die Wasserresorption (s. S. 102) und damit die Austrocknung der unver-



daulichen Nahrungsreste sowie deren Formung und Ausstoßung (Koten) besorgt. Für manche Insektenarten ist die Form der Kotballen sehr charakteristisch, weshalb daran die Gruppen- und unter Umständen sogar die Artzugehörigkeit gewisser Insekten erkannt werden kann, z. B. bei holzzerstörenden Insekten (*Kalotermitidae*, *Xestobium rufovillosum*, Hausbockkäfer), was oft die Diagnose von Insektenschäden erleichtert.

Als Nahrung brauchen die Insekten Kohlenhydrate, Proteine und Fette, wobei die Proteine die Aufbaustoffe für den Körper darstellen, während Kohlenhydrate und Fette die Energiequellen sind. Um diese Stoffe für den eigenen Bedarf ausnützen oder speichern zu können, müssen sie im intermediären Stoffwechsel (Zwischenstoffwechsel) in ihre Bauelemente zerlegt (abgebaut) und zu den benötigten arteigenen Bau-, Speicher- und Betriebsstoffen wieder aufgebaut (synthetisiert) werden. Dabei anfallende Abfallprodukte, die für den Körper giftig sein können, müssen ausgeschieden werden. Dabei können Kohlenhydrate und Fette aus Proteinen gewonnen werden. Manche Insekten sind auf einseitige Nahrung spezialisiert, so z. B. die Kleidermottenraupen auf Wollproteine oder gewisse Termiten auf Cellulose, wozu dann allerdings noch Stickstoff kommen muß, der von symbiontischen Mikroorganismen geliefert wird (s. S. 508). Dazu kommen schließlich noch die sogenannten essentiellen Stoffe, die für das Leben des Organismus unentbehrlich sind, von ihm aber nicht synthetisiert werden können und daher mit der Nahrung aufgenommen werden müssen. Am wichtigsten sind die essentiellen Aminosäuren, die zum Aufbau bestimmter Proteine nötig sind, und die Vitamine, worunter man solche Stoffe zu verstehen pflegt, deren Wirkung «in kleinster Menge» erfolgt, d. h. die katalytische Funktion haben und daher meistens in Coenzyme (s. S. 160 ff.) eingebaut werden. Bei Fehlen ausreichender Mengen eines Vitamins kommt es zum Wachstumsstillstand, zu Entwicklungshemmungen und Mangelkrankheiten. Manche essentielle Stoffe können von den einen Insektenarten synthetisiert werden, von anderen Arten aber nicht. Nur für letztere stellen sie dann Vitamine dar. So wird z. B. Carnitin normalerweise von den Insekten synthetisiert, für einige Tenebrioniden aber ist es ein Vitamin. Bei vielen Insekten können die Vitamine von symbiontischen Mikroorganismen (s. S. 508) gebildet und gespendet werden. Es gibt wasser- und fettlösliche Vitamine.

Bei den Insekten gehören zu den wasserlöslichen Vitaminen *Thiamin* (= Aneurin, Vitamin B<sub>1</sub>), aus der Vitamin B<sub>2</sub>-Gruppe *Riboflavin* (= Lactoflavin) *Nicotinsäure* (= Niacin), *Folsäure* (= Pteroylglutaminsäure) und die als Vorstufe für die Biosynthese des als Überträger des Restes der Essigsäure und anderer Carbonsäuren für den intermediären Stoffwechsel wichtigen Coenzym A (CoA) nötige *Pantothensäure* (eine Verbindung aus Pantoinsäure und  $\beta$ -Alanin), *Biotin* (= Vitamin H) und *Cholin*. Von den Insekten wird *Cobalamin* (= Vitamin B<sub>12</sub>) nicht und *Ascorbinsäure* (= Vitamin C) von nur wenigen Arten benötigt. Von den fettlöslichen Vitaminen brauchen die Insekten jedenfalls *Retinol* (= Vitamin A), da das Sehpigment (s. S. 120) ein Derivat davon ist, und einige phytophage Arten auch *Carotinoide*, die immer nur pflanzlicher Herkunft sind. Ungewöhnlich ist es, daß *Sterine* (im angelsächsischen Schrifttum richtiger *Sterole*), wichtige Bestandteile der Lipoproteinstruktur der Zellen und Insektenhormone, von den Insekten mit der Nahrung aufgenommen werden müssen, während sie die meisten anderen Tiere synthetisieren können.

Die essentiellen Aminosäuren der Insekten sind wie bei den meisten Tieren *Arginin*, *Histidin*, *Isoleucin*, *Leucin*, *Lysin*, *Methionin*, *Phenylalanin*, *Threonin*, *Tryptophan* und *Valin*. Dazu kommen noch bei den Dipteren offenbar *Glycin* (= Glykokoll) und ungewöhnlicherweise auch Purine und Nucleinsäuren.



Viele Insekten benötigen auch noch essentielle höhere ungesättigte Fettsäuren. Bei ihrem Fehlen können sie sich bei der Häutung nicht vollständig aus ihrer alten Kutikula befreien. Auch anorganische Salze sind in geringen Spuren in der Nahrung enthalten.

Der **Mengenbedarf an Nährstoffen** steigert sich wie bei allen wechselwarmen Tieren mit der Temperatur, die den Gesamtstoffwechsel in ähnlicher Weise beschleunigt, wie die von ihm abhängige Entwicklung (Beispiele in Fig. 244). Es gibt jedoch Stadien, wie z. B. Puppen und viele kurzlebige Imagines, die überhaupt keine Nahrung aufnehmen, sondern mit den im Fettkörper gespeicherten Reservestoffen auskommen, ohne daß deshalb der Stoffwechsel herabgesetzt zu sein braucht (z. B. bei den allerdings kaum beweglichen Puppen, s. auch Latenzstadien S. 516).

**Exkretion.** Die von den Darmzellen resorbierten und an die Hämolymphe abgegebenen Nährstoffe werden von dieser zu den Fettkörpern transportiert (s. S. 159), wo in der Hauptsache der intermediäre Stoffwechsel stattfindet (s. S. 160 bis 165). Die dabei entstehenden Abfallprodukte werden vor allem von den Malpighigefäßen ausgeschieden. Wie später dargelegt werden soll wird der überflüssige Stickstoff in den Fettkörpern zu Harnsäure synthetisiert (s. S. 164, Fig. 98) und in die Hämolymphe abgeschieden, wenn er nicht gespeichert wird. Aus ihr, aber auch direkt aus dem Nahrungskanal ziehen die Malpighigefäße die Harnsäure heraus. Manche Insekten scheiden Abbauprodukte der Harnsäure und Purin aus. In solchen Fällen wirken Enzyme der Malpighigefäße, indem Uricinase die Harnsäure zu Allantoin oxydiert, das dann durch ein weiteres Enzym Allantoinase in Allantoinsäure umgebaut wird, das schließlich, allerdings nur selten, noch durch das Enzym Allantoicase in Glyoxylsäure und Harnstoff gespalten wird (Fig. 64). Andere Insekten, denen die Xanthin-Dehydrogenase im Fettkörper fehlt, scheiden Xanthin oder Hypoxanthin aus. Alle diese Harnsäurederivate sind in Wasser leichter löslich als Harnsäure selbst. Sie werden aus den Zellen der Malpighigefäße unter dem Bild einer apokrinen Sekretion in ihr Lumen abgegeben und ursprünglich mit reichlich Wasser ausgeschwemmt, worin sie gelöst oder suspendiert werden. Sie gelangen in den Enddarm, wohin ja die Malpighigefäße münden, und werden dann mit dem Kot ins Freie befördert. Dabei wird, bei landbewohnenden Insekten, das Wasser im Rectum, besonders von den Rectalpapillen wieder resorbiert.

Einige im Wasser lebende Insekten geben den überflüssigen Stickstoff als Ammoniak ab, der schon in niedriger Konzentration für die Zellen giftig ist und aus der Körperflüssigkeit herausdiffundieren kann. Dabei ist noch nicht bekannt, ob die Ammoniakbildung einfach durch Desaminierung von Aminosäuren erfolgt oder durch sekundären Abbau anderer Exkretionsprodukte.

In vielen Insekten können die Endprodukte des Stickstoffstoffwechsels in verschiedenen Geweben fürs ganze Leben oder bis zu einem bestimmten Lebensab-

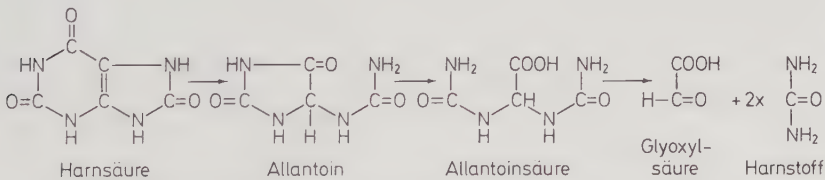


Fig. 64: Abbau der Harnsäure in den Malpighigefäßen.

schnitt gespeichert werden, so z.B. in den Uratzellen der Fettkörper (S. 164), in den Pericardzellen (S. 165), in Epidermiszellen und Flügelschuppen (S. 28), Von frisch geschlüpften Imagines werden die während der Puppenruhe angesammelten Exkretstoffe im Mekonium ausgeschieden. Dieses ist ein lebhaft gefärbter (rot, braun, gelb, grün) Saft, der z.B. von den Schmetterlingen vor dem ersten Flug ausgespritzt wird. Dadurch kann mancher frisch gezogene Falter für die Sammlung verdorben werden, wenn er zu früh abgetötet wird. Das Mekonium ist auch den Menschen in alter Zeit aufgefallen und hat beim Massenaufreten von Baumweißlingen wegen seiner roten Farbe Anlaß für den Aberglauben vom Hungersnot ankündigenden «Blutregen» gegeben.

Die Exkretion ist auch von großer Bedeutung für den **Wasserhaushalt** der Landinsekten und für die **Osmoseregulation** der Wasserinsekten. Von letzteren wird Wasser mit der Nahrung und durch die Haut aufgenommen und hauptsächlich von den Malpighigefäßen als farblose Flüssigkeit (Urin), die sich im Lumen ihrer Röhren sammelt über den Enddarm nach außen ausgeschieden. Die meisten Landinsekten benutzen jede Gelegenheit, Wasser zu trinken. Für viele ist die Wasserspeicherung von großer Wichtigkeit. Bei ihnen entziehen dann die Ampullen des proximalen Abschnitts der Malpighigefäße und der Enddarm dem Urin alles Wasser, weshalb das Endprodukt, das mit den Exkreten abgeht, sogar ganz fest und trocken sein kann. Bei den Arten, bei denen die Enden der Malpighigefäße mit dem Rectumepithel (durch Eindringen zwischen Peritonealhülle und Epithel) verbunden sind, findet eine direkte Zirkulation des Wassers statt, indem es aus dem Darm in die Malpighigefäße (und nicht erst in die Haemolympe) geht. Die Wasserresorption der Rectalpapillen ist eine aktive Tätigkeit gegen ein nicht unbedeutendes osmotisches Druckgefälle. Bei den Blattläusen wird die gewaltige Wassermenge, die durch Pflanzensaftsaugen aufgenommen wird, durch den Bau der Filterkammer bewältigt (S. 354), die wie ein Sieb wirkt, das die größeren organischen Moleküle für die weitere Verdauung im Darmkanal zurückhält, das Wasser aber schon frühzeitig durch den Enddarm ausscheidet.

Eine weitere Aufgabe der Malpighigefäße ist die **Ionenregulation**. Bei den Wasserinsekten dringen Ionen passiv durch die Kutikula oder durch Absorption (z.B. durch die Analpapillen der Stechmückenlarven) in den Körper ein. Die meisten anorganischen Ionen wandern einem elektrochemischen Gefälle folgend in die Malpighigefäße. Die Ionenzusammensetzung im Urin ist – durch selektive Absorption der Ionen im proximalen Teil der Malpighischen Gefäße oder im Enddarm – anders als in der Haemolympe. Nur die Kaliumionen werden aktiv gegen einen Konzentrationsgradienten in das Lumen der Malpighigefäße abgeschieden. Die Chlorionen folgen passiv nach. Es entsteht eine hohe Kaliumchloridkonzentration und dadurch ein hohes osmotisches Gefälle, das das Wasser mit allen kleinen darin gelösten Molekülen und Ionen nachzieht und so den Urinfluß in Gang bringt. Etwas Kalium wird im Enddarm resorbiert, aber nicht in dem Maß wie Natrium. Kalziumsals werden auch in den Zellen der Malpighigefäße als «Calculi» gespeichert. Der Kalk womit die Puppenwiege des Großen Eichenbockkäfers (*Cerambyx cerdo*) verschlossen wird, wird von den Malpighigefäßen ausgeschieden, wie überhaupt Exkretstoffe (z.B. bei manchen Käferlarven) zur Verstärkung des Puppenkokons verwendet werden. Bei Neuropteren, Coleopteren und Hymenopteren können in einigen Fällen die Malpighigefäße die Seide für den Puppenkokon liefern (s. Tabelle 4). Teile ihrer Röhren stellen kurz vor der Verpuppung ihre Exkretionsfunktion ein und liefern ein Eiweißmaterial, das aus dem Anus austritt. Die Exkrete der

Malpighigefäße können bei verschiedenen Insekten auch noch andere biologische Aufgaben übernehmen, so liefern sie z.B. das Material für den Schaum der Schaumzikaden, für das Abdecken der Eikammern mancher Chrymeliden, für das schneckenförmige, mindestens aus 75% Kalziumkarbonat bestehende Gehäuse der australischen Machaerotidae usw.

## 1.8. Die Sinnesorgane, das Nervensystem, das endokrine System und das Verhalten

Die im folgenden behandelten Organsysteme stellen nicht nur die Verbindung zwischen dem Organismus und der Umgebung her, sondern auch die physiologischen Korrelationen innerhalb des Organismus selbst; sie machen aus einem Nebeneinander von Organen, von Teilkonstruktionen, ein einheitlich arbeitendes, zentral gesteuertes Ganzes, ein in spezifischer Weise gleichzeitig autonomes und umgebungsabhängiges Raumzeitsystem.

Dabei fällt den **Sinnesorganen** die Aufgabe der **Rezeption** zu: sie wirken als Empfänger von Reizen, die von Zustandsänderungen in der Umgebung oder im eigenen Körper herrühren, transformieren die Reize in Nervenenergie und führen diese als Impulse auf sensorischen, afferenten Nervenbahnen dem **Zentralnervensystem** (ZNS) zu. Dieses hat zunächst die Aufgaben der Weiterleitung und der Koordination, d.h. der geordneten Schaltung der Impulse. Ferner besitzt es die Fähigkeit, Erregung in rhythmischer oder weniger regelmäßiger Weise selbsttätig (spontan, autonom) zu erzeugen und Erregung zu speichern (Impulse zu «stauen») und dadurch den Organismus bis zu einem gewissen, artspezifischen Grade unabhängig von äußeren Reizen und ihren Schwankungen zu machen. Die Auslösung von Vorgängen an den **Erfolgsorganen** (Effektoren), den Muskeln, Leuchtorganen und Drüsen, die vom Zentralnervensystem aus durch Vermittlung von effektorischen, efferenten (vorwiegend motorischen) Nervenbahnen erfolgt, beschränkt sich demnach nicht auf eine einfache, quantitative Weitergabe der von den Sinnesorganen her dem ZNS zufließenden und von ihm koordinierten Impulse an die Erfolgsorgane. Das ZNS selbst ist vielmehr die Quelle eines komplexen Systems von nervösen Impulsen, welches das Effektorensystem in Gang setzt und steuert und so das **Verhalten** bestimmt, das man seinerseits als das ganze, in Raum und Zeit geordnete System aller Tätigkeiten der Effektoren definieren kann. Form und Intensität der Impulsproduktion des ZNS sind einerseits von inneren Bedingungen abhängig und unterliegen andererseits der Modulation durch das ständig sich verschiebende Impulssystem, dessen Komponenten, größtenteils durch äußere Reize hervorgerufen, also von der Umgebung her bestimmt, in den Sinnesfeldern des Organismus entstehen und im afferenten Sektor des Nervensystems integriert werden (Sonderfall der Koordination). Die Abdämpfung allzu starker Schwankungen der als Reize wirksamen Außenfaktoren kann, wie das Beispiel der Adaptation lehrt (S. 126), bereits im Sinnesorgan erfolgen, fällt aber zur Hauptsache dem ZNS als eine Aufgabe zu, die für die Aufrechterhaltung des geordneten artspezifischen Verhaltens besonders wesentlich ist und bei der u.a. die zentrale Ermüdung eine Rolle spielt.

Anatomisch läßt sich das Nervensystem i. w. S. gliedern in das **Zentralnervensystem**, das sich aus Ganglien, Konnektiven und Kommissuren aufbaut, das **periphere**



**Nervensystem**, d. h. die vom ZNS ausgehenden Nerven, und die **Sinnesorgane**. Ontogenetisch sind diese Teile insofern einheitlich, als sie durchweg vom Ektoderm gebildet werden. Uneinheitlich sind sie insofern, als sie von verschiedenen Anlagen in verschiedener Weise hergestellt werden. Das ZNS stammt von den Neuralwülsten ab, deren Neuroblasten, intrazentral oder zentrifugal auswachsend, die intrazentralen bzw. die effektorischen Nervenbahnen bilden und so die Verbindung mit den Effektoren herstellen. Die nervösen Elemente der Sinnesorgane dagegen gehen an den verschiedensten Stellen aus dem undifferenzierten Ektoderm hervor und stellen, zentripetal auswachsend, die Verbindung mit dem ZNS her. Die afferenten und die efferenten Bahnen bilden sich also auf verschiedene Weise, obwohl sie vielfach nebeneinander im gleichen Nerv vorkommen; das Nervenmuster entsteht durch den Zusammentritt eines Arboreszenz-(Verzweigungs-) und eines Konfluenzmusters, die im Enderfolg teilweise zur Deckung kommen. Die anatomische Gliederung des Nervensystems entspricht daher nur zum Teil seiner ontogenetischen.

Die älteren Vorstellungen vom Bau und den Funktionen des Nervensystems und der Sinnesorgane sind durch die neuen elektronenmikroskopischen und elektrophysiologischen Untersuchungsmethoden vielfach als unzutreffend, als zu grob, zu starr oder zu einfach erwiesen worden. Das Bild, das diese Methoden ergeben, ist aber noch sehr unvollständig; Verallgemeinerungen sind bei dem gegenwärtigen raschen Fortschreiten der Forschung noch gewagter als sonst und werden im folgenden nur da versucht, wo ausreichende Grundlagen vorzuliegen scheinen. Besondere Bedeutung kommt dabei den Ergebnissen der elektrophysiologischen Technik zu, denn sie liefert einen neuen, unmittelbaren Zugang zu den Vorgängen im Nervensystem. War man bisher im wesentlichen auf Rückschlüsse aus der Effektorentätigkeit und deren Beeinflussung durch experimentelle Änderung der Reizsituation oder durch operative Eingriffe, durch Ausschaltung von Sinnesorganen (z. B. Blendung) oder Durchtrennung von Nerven, sowie auf das Nerv-Muskel-Präparat angewiesen, so kann man jetzt durch direkte Messung und oszillographische Darstellung von Aktionspotentialen und elektrischen Strömen im lebenden Organ auch ein Bild von dem Erregungsvorgang selbst gewinnen.

Bestehen die Aufgaben des Nervensystems darin, auf nervösem Weg physiologische Korrelationen herzustellen und relativ schnelle Aktionen und Reaktionen der Effektoren hervorzurufen, so regelt und steuert das anatomisch eng mit ihm verbundene **endokrine System** (System der Drüsen mit innerer Sekretion, inkretorische Organe) die langsameren und langwährenden Veränderungen, die mit dem Stoffwechsel, dem Wachstum und der Entwicklung zusammenhängen. Die fast durchweg (S. 132) ektodermalen Drüsenzellen und Drüsen, welche die wesentlichen Bestandteile dieses Systems bilden, sind Effektoren insofern, als sie auch funktionell eng an das ZNS angeschlossen und in ihrem Tätigkeitsrhythmus von ihm abhängig sind (S. 249). Sie stellen meist auf dem Blutweg physiologische Korrelationen her, indem sie durch ausgesandte Wirkstoffe an Zellen und Geweben entfernter Organe Reaktionen hervorrufen (s. S. 255 bis 257).

### 1.8.1. Der histologische Aufbau

Die wesentlichen Bauelemente der oben gekennzeichneten Organsysteme sind Sinnes(nerven)zellen, eigentliche Nervenzellen, neurosektorische Zellen und selbständige, rein endokrine Drüsenzellen. Dazu kommen als zusätzliche Bestandteile stützende und hüllenbildende Elemente sowie die Zellen, welche die auf S. 109ff. besprochenen Hilfsapparate der Sinnesorgane bilden.



1.8.1.1. Die Sinnes- und Nervenzellen sind, ihren Aufgaben entsprechend, mit reizaufnehmenden und erregungsleitenden, im Einzelfall verschieden angeordneten und in ungleicher Weise verzweigten Fortsätzen ausgestattet.

Anatomisch völlig unpolarisierte (anaxone) multipolare Nervenzellen sind als Elemente eines subepidermalen Nervenplexus bei einzelnen Formen, z. B. bei der *Tenebrio*-Larve, nachgewiesen, aber wahrscheinlich weiter verbreitet. Über ihre Funktion ist nichts bekannt.

Alle anderen Sinnes- und Nervenzellen sind baulich und funktionell polarisiert, sie sind monaxon, d.h. sie haben einen meist langen Nervenfortsatz (Neurit, Axon), in dem die Erregung vom Zellkörper weg-, und mehr oder weniger zahlreiche kürzere Fortsätze (Dendriten), in denen die Erregung auf den Zellkörper zufließt. Je nach der Anordnung der Fortsätze sind die Zellen anatomisch uni-, bi- oder multipolar, physiologisch sind sie ausnahmslos bipolar. Die Fortsätze selbst erweisen sich im Versuch als in beiden Richtungen leitfähig, die normale Einwegigkeit der Erregungsleitung kommt lediglich durch die Einwegigkeit der Stellen zustande, an denen die Fortsätze verschiedener Zellen mit ihren Enden untereinander in Kontakt treten. Diese Stellen, die Synapsen, regeln den Übertritt der Erregung von einer Zelle in die andere und sind maßgebend für die Impulskoordination (Schaltung).

Die Enden der aneinanderstoßenden Nervenfortsätze sind durch einen etwa 200 Å breiten Spalt voneinander getrennt. Protoplasmabrücken gibt es nicht. Die vor der Synapse liegende erregungsübertragende Endigung gehört zu einem rezeptorischen Neuron. Diese praesynaptische Endigung enthält nahe der Membran zahlreiche Bläschen mit eigenen Membranen, die synaptischen Vesikel, wahrscheinlich Speicherorganelle der chemischen Übertragungstoffe (Transmitter), bei Insekten hauptsächlich Azetylcholin und Neoadrenalin. Der praesynaptischen Membran gegenüber liegt die subsynaptische Membran, ein Teil der postsynaptischen Membran, worunter man die gesamte Zellmembran der impulsaufbauenden Generatorregion eines anderen Neurons, bei den Insekten meistens einer Effektorzelle, versteht. Hier fehlen in der Regel die synaptischen Vesikel. Ein elektrischer Impuls wird selten von dem praesynaptischen Neuron auf ein postsynaptisches direkt übertragen. Es wird vielmehr durch den ankommenden praesynaptischen Impuls eine komplexe biochemische Kettenreaktion angeregt, wobei die Membranpermeabilität stark zunimmt und eine bestimmte Menge (Quant) Transmitter von der Größe eines synaptischen Vesikels frei wird. Obwohl sie durch Diffusion und Enzyme geschwächt wird, reagiert sie mit der subsynaptischen Membran und baut einen Impuls in dem postsynaptischen Neuron auf, der zu einem Effektor weitergeleitet wird.

Alle Nervenzellen antworten auf den sie erregenden Reiz, der chemischer, mechanischer, thermaler, optischer oder synaptischer Art sein kann, durch eine Permeabilitätsänderung in der Membran, wodurch eine Wanderung von Ionen ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ) eingeleitet wird, die einen elektrischen Strom darstellt. Dabei arbeiten sie als Verstärker, da die zur Verfügung stehende Energie viel geringer sein kann als die erzeugten Membranströme (Steuer- oder Triggervorgang), und die Rezeptorzellen als Energiewandler (Transducer), weil sie die Einwirkung von chemischer, mechanischer, thermaler und Licht-Energie in einen elektrischen Stromfluß umwandeln (Transduction).

Die Erregungsleitung geschieht in den Fortsätzen (Genaueres ist nur von den Neuriten bekannt) im Axoplasma, das einen zentral gelegenen Achsenzylinder aus parallel zur Längsachse geordneten Proteinmicellen bildet. Um ihn herum legt sich das Axolemma, eine aus mindestens teilweise radial gestellten Protein- und Lipoidmicellen von der Zelle selbst aufgebaute isolierende Scheide.

Auf der anderen Seite hat die Zelle entweder einen nach der Oberfläche gehenden reizaufnehmenden Fortsatz (SZ<sub>1</sub>) oder eine Anzahl baumförmig verästelter, gleichfalls rezeptorischer Fortsätze, die gewöhnlich an der Basalfläche der Epithelien bleiben (SZ<sub>2</sub>, Zellen mit freien Nervenendigungen). Beide Zellformen gehören dem Typ der primären Sinneszelle an, sie besorgen Reizaufnahme, Reiztransformation und Erregungsleitung zugleich, sind also **Sinnesnervenzellen**. Sekundäre Sinneszellen, die nur die ersten beiden Funktionen haben, fehlen den Insekten; rein leitende sensorische Nervenzellen sind dementsprechend selten. Vereinzelt kommen sie als multipolar monaxone Zellen zentral, im stomatogastrischen System, vor (S. 130), etwas häufiger treten, an der Peri-

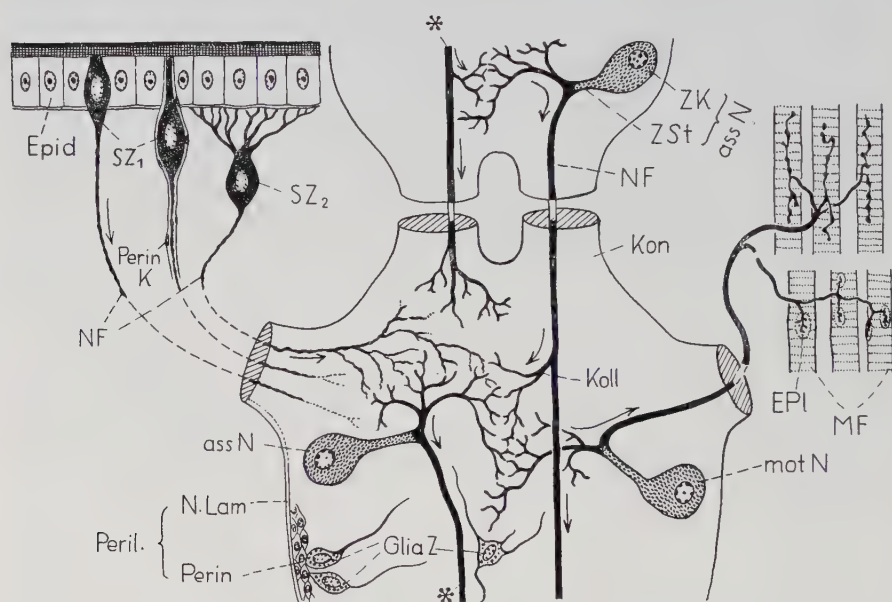


Fig. 65: Nach Angaben der Literatur kombiniertes Schema des zelligen Aufbaues des Nervensystems der Insekten. In der Mitte zwei Ganglienpaare, die Konnektive (Kon) gekürzt, links davon die Hauptformen der (durchweg primären) Sinneszellen (SZ), rechts die Endigungen eines motorischen Neurits (motN) an Muskelfasern (MF, oben und unten verschiedene Endapparate eingezeichnet). Außer den Hauptformen der Neuronen sind (am hinteren Ganglion links) Perilemm (Peril) und Neuroglia n. B. SCHARRERS Angaben eingetragen, bei der mittleren Sinneszelle ist das Perilemm (= Neurilemm) angedeutet. ass N = assoziatives Neuron, Epid = Epidermis, EPL = Endplatte (Doyerescher Hügel), Glia Z = Gliazellen mit Gliosomen im Zytoplasma, Koll = Kollaterale, Kon = Konnektiv, MF = Muskelfasern, mot N = motorisches Neuron, NF = Nervenfortsatz (Neurit), NLam = Neurallamelle, Peril = Perilemm (Neurilemm i. eig. Sinn), Perin = zelliges Perineurium, Perin K = Kern des Perin. (Neurilemmkern), SZ<sub>1,2</sub> = Sinneszellen s. Text, ZK = Zellkörper, ZSt = Zellstiel.

pherie, Zellen vom Bautyp SZ<sub>2</sub> (Fig. 65) auf, deren zentrifugale Fortsätze aber nicht frei enden, sondern an die Nervenfortsätze mehr oder weniger zahlreicher primärer Sinneszellen herantreten.

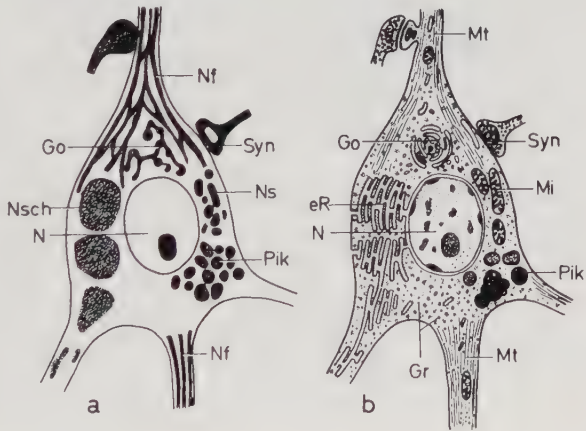
1.8.1.1.2. Die eigentlichen, **typischen Nervenzellen** (Neurone, Ganglienzellen, ass. N, mot. N) sind anatomisch unipolar, doch handelt es sich dabei lediglich um eine Abwandlung des bipolaren Neurons. Der Zellkörper (Fig. 65, ZK) und der Stiel (ZSt) lassen im lichtoptischen Bild (Fig. 66a) die spezifisch färbbaren Tigroid- oder Nissl-Schollen (Nsch) erkennen, die Ergastoplasma darstellen und im elektronenoptischen Bild (Fig. 49b) als das endoplasmatische Reticulum (eR) erscheinen, dessen Innenraum durch Membranen vom übrigen Zytoplasma getrennt ist. Es gehört mit den im Zytoplasma frei liegenden RNS-haltigen Ribosomen zu den wichtigsten Bestandteilen des Proteine bildenden Systems. Im Zytoplasma befinden sich außerdem die fädigen Neurofibrillen, die in den Zellfortsätzen zu Bündeln zusammengefaßt werden (Fig. 66a, Nf). Sie sind dünne Mikrotubuli (Fig. 66b, Mt) und ziehen unmittelbar von den zahlreichen kurzen Markfortsätzen (MF, Dendriten) nach dem langen Nervenfortsatz (NF, Neurit, Axon), der in seinem Verlauf sich aufspaltende und synapsenbildende Nebenzweige (Kollaterale) bilden kann und zuletzt in ein Endbäumchen aufsplittert. Mit der Erregungsleitung, die auf bioelektrischen Eigenschaften der Zellmembran beruht, haben die Mikrotubuli nichts zu tun. Die meist vielen lichtoptisch als grobe Granula erscheinenden Neurosomen (Fig. 66a, Ns) sind nach dem elektronenoptischen Bild Mitochondrien (Fig. 66b, Mi), die auch in den Zellfortsätzen vorkommen. Dort finden sich auch wie im Zellkörper die ontogenetisch früher erscheinenden, etwa 100 Å großen Granula (Gr), die vielleicht das Produkt des über dem Kern (N) liegenden Golgiapparates (Go) sind und einen der bereits erwähnten Transmitterstoffe enthalten. In bestimmten Neuronen können außerdem auch hormonhaltige Granula und beim Altern Pigmentkörner (Luzifuszin) (Fig. 66, Pik) auftreten.

Die **Dendriten** sind Impulsempfänger, sie bilden Synapsen mit den Fortsätzen von Sinneszellen und Neuronen, der **Neurit** kann entweder, bei den assoziativen Neuronen (Fig. 65, ass. N, Internuntial-, Schaltneurone), mit Fortsätzen anderer Zellen Synapsen bilden oder, bei den effektorischen Neuronen, zu Muskelfasern oder

Fig. 66. Schema der Zellstrukturen in einer Nervenzelle **a** im lichtmikroskopischen, **b** im elektronenmikroskopischen Bild.

(Nach WECHSLER 1966 verändert aus SEIFERT 1970).

eR = endoplasmatisches Reticulum, Go = Golgiapparat, Gr = Transmittergranula, Mi = Mitochondrien, Mt = Mikrotubuli, N = Zellkern, Nf = Neurofibrillen, Ns = Neurosomen, Nsch = Nissl-Scholle, Pik = Pigmentkörner, Syn = Synapse.





anderen Effektoren gehen (mot. N). An den Muskeln ist die Endigung entweder fein verzweigt oder in Form von Endplatten (EPI, Doyèresche Hügel) entwickelt, die als Plasmaanhäufungen der Muskelfaser aufliegen und Verzweigungen des Neurits enthalten, die von hier aus noch zwischen die Myofibrillen vordringen können. Ein Neurit versorgt regelmäßig zahlreiche Muskelfasern, doch scheinen wenigstens die Skelettmuskeln eine doppelte Innervierung zu besitzen, wobei eines der beteiligten Neurone für die schnelle, das andere für die langsame, tonische Kontraktion verantwortlich sein soll (*Periplaneta*). Die motorischen Neurite übertreffen an Dicke die sensorischen der gleichen Art meist um das Mehrfache, die Neurite der assoziativen Zellen sind meist sehr dünn, doch gibt es unter ihnen die außerordentlich starken Riesen-(Kolossal-)fasern, die die Konnektive der Rumpfganglienkeite längs durchsetzen und als besonders schnelle Leiter «Alarmreaktionen» ermöglichen (*Periplaneta*).

Die Zellkörper der Neurone liegen als **Ganglienzellschicht** in der Randzone der Ganglien, wo sie dem nährstoffhaltigen Blut am nächsten sind; sie bilden hier zuweilen besonders dichte Stellen, die **Globuli**. Die Markfortsätze bilden die (innere) **Markschicht**, die zu **Glomeruli** verdichtet sein kann, die Neurite bilden die Hauptmasse der Konnektive und Kommissuren und, mit den Nervenfortsätzen der Sinneszellen zusammen, die peripheren Nerven, unter denen man rein sensorische, gemischte und rein effektorische Nerven unterscheiden kann.

### 1.8.1.2. Stützzellen und Hüllen des Nervensystems.

1.8.1.2.1. Zwischen die zentral gelegenen Teile der Neuronen schieben sich als Stützen die **Neurogliazellen** (Fig. 65, GliaZ), deren Zytoplasmakörper einen bis mehrere Fortsätze bildet und sich durch seinen Gehalt an spezifisch färbbaren, rundlichen Körnchen, den Gliosomen, von den Zellkörpern der Neuronen unterscheidet. Eine Gliascheide kann einzelne oder ganze Bündel von Axonen umgeben. Die epitheliale Neuroglia bildet in Ganglien eine Hüllschicht über die Ganglienzellen.

1.8.1.2.2. Um die zentralen und peripheren Teile des Nervensystems herum legt sich eine bindegewebige Hülle, das **Perilemm** (peril, Neurilemm), das auch die intraepidermal gelegenen Sinneszellen überzieht (Fig. 67, NL) und an dem man da, wo es in dickerer Schicht auftritt, eine innere zellige Lage, das **Perineurium** (Fig. 65, Perin) und eine äußere homogene, wahrscheinlich kollagenfaserhaltige Lage, die **Neurallamelle** (N.Lam) unterscheiden kann. Die Glykogen-Granula enthaltenen Perineuriumzellen vermitteln zwischen nährstoffreicher Hämolymphe oder benachbarten Fettkörpern und epitheliale Neuroglia, die trophische Funktion für die Ganglienzellen haben.

### 1.8.1.3. Elemente des endokrinen Systems.

1.8.1.3.1. Die **neurosekretorischen Zellen** stammen von Nerven- oder (seltener) von Gliazellen ab, gleichen ihnen in der Form, unterscheiden sich von ihnen jedoch durch das periodische Auftreten von Sekretkörnern und -vakuolen im Zytoplasma, die wenigstens teilweise mit GÖMÖRIS Chromhämatoxylin spezifisch färbbar sind. Die Zellen liegen einzeln oder zu traubenförmigen Büscheln vereint im Innern von Zentralorganen und spielen, gleichzeitig als Empfänger nervöser Impulse und als Inkretbildner arbeitend, eine Mittlerrolle zwischen den Ganglienzellen und den

1.8.1.3.2. **rein inkretorisch tätige Zellen** der selbständigen endokrinen Drüsen, die fast durchweg vom Ektoderm abstammen und in ihrem Bau einfachen Drüsenzellen mit apokriner Sekretion (S. 95) entsprechen. Über ihre Anordnung und Wirkung siehe S. 132 bis 135.



## 1.8.2. Die Sinnesorgane

Außer einfachen Zellen mit freien Nervenendigungen, die es vor allem an Gelenkhäuten und sonstigen weichhäutigen Stellen sowie an Muskeln (wenigstens der Darmwand) gibt, kommen Sinneszellen in Verbindung mit Hilfsvorrichtungen kutikularer und epidermaler Herkunft als einfache Sensillen und zusammengesetzte Sinnesorgane vor. Alle Sinnesorgane der Insekten scheinen unimodal zu sein, d.h. nur auf jeweils eine ihnen adäquate Reizmodalität (z.B. Lichtreize, Geschmacksreize) anzusprechen. Innerhalb derselben werden verschiedene Qualitäten (z.B. süß, bitter) und Quantitäten unterschieden. Die Hilfsvorrichtungen dienen entweder dazu, die adäquaten Reize zu verstärken oder sie und keine anderen zuzulassen.

1.8.2.1. Die ursprünglichsten Sensillen sind **Haarsensillen** (Fig. 67 a–d), d.h. sie bestehen aus einem echten Haar samt seinen Bildungszellen (S. 22) und einer oder

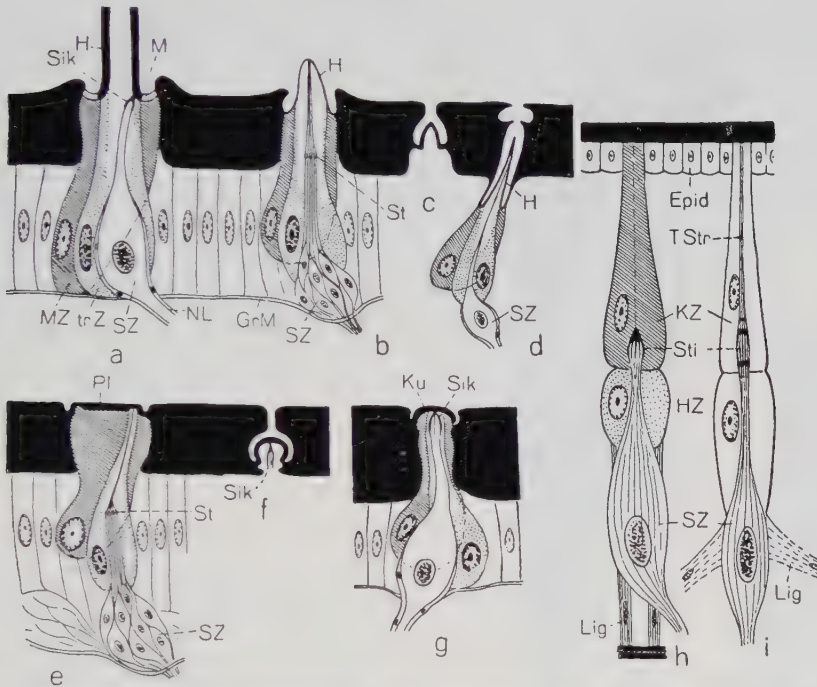


Fig. 67: Die wichtigsten Sensillenformen, schematische Schnitte. a Schema eines Tasthaars, b Riechkegel, c Grubenkegel, d Sinnesflasche, e Sinnesplatte, f versenkte, g oberflächlich liegende Sinneskuppel, h mononematisches, i amphinematisches Skolopodium. – Kutikula schwarz, in c und f sind nur die kutikularen Teile dargestellt, in a–g ist die Membranzelle (tormogene Zelle) schraffiert, die trichogene Zelle punktiert. Dieselbe Darstellungsweise ist in h gewählt, um die eine Deutung des Skolopodiums klarzumachen.

Epid = Epidermis, GrM = Grundmembran, H = Haar, HZ = Hüllzelle, KZ = Kappenzelle, Lig = Ligament, M = Gelenkmembran, MZ = Membranzelle, NL = Perilemma, Pl = Platte, Sik = Sinneskörper, St = Riechstäbchen, Basalkörper, Sti = Stift, SZ = Sinneszellen, trZ = trichogene Zelle, TStr = Terminalstrang.

mehreren Sinneszellen (SZ), die ganz oder wenigstens mit ihrem distalen rezeptorischen Fortsatz innerhalb der hier nicht degenerierenden trichogenen Zelle (trZ) liegen. Der Fortsatz endet entweder an einem kutikularen trichterförmigen Sinneskörper (Sik) der Haarbasis, wie das bei den Sensillen des mechanischen Sinns der Fall zu sein pflegt (Fig. 67a, f, g), oder er geht als feiner, oft an einer Stelle zu einem Basalkörper (St) verdickter Faden an die Haarwand, wie das für Riechsensillen die Regel ist, die gewöhnlich mehr als eine Sinneszelle haben und früher als «Riechstäbchen» bezeichnet wurden. Die Sinneszellen sind von einem bindegewebigem Neurolemm umgeben, das bei einigen nur bis zur Basalmembran der Epidermis reicht, bei anderen aber innerhalb der trichogenen Zelle eine Hülle um den distalen Fortsatz der Sinneszelle (Dendrit) bildet (Fig. 68a, Dendr, Neul). Bald nach Eintritt in den Kutikulakanal verengt sich der Dendrit so stark, daß zwischen ihm und dem Neurolemm ein extrazellulärer Hohlraum (HR) entsteht. In dieser Verengung liegt ein – distaler – Basalkörper (Fig. 67b, St, Fig. 68a, Bkd). Davon ziehen proximad meistens quergestreifte Wurzelfilamente (Wf), zwischen denen ein weiterer – proximaler – Basalkörper (Bkp) liegt. Von der Dendritverengung ziehen distalwärts je 9 Paar, in ein oder zwei konzentrischen Kreisen angeordnete röhrenförmige Mikrotubuli (Ciliarstruktur, Cilium, Fig. 68a, Mt<sub>1</sub> und Fig. 68b, Mt) bis zu der Stelle, wo der Dendrit die trichogene Zelle verläßt. Bis hierher reicht von außen kommend eine von der tormogenen Zelle ausgebildete kutikulare Scheide (Fig. 68a, Ksch), eine Fortsetzung der Gelenkmembran (Mr) des Haares. Bei Mechanorezeptoren stülpt sie sich wie eine Kappe (Fig. 67a, Sik = Sinneskörper) auf den Endabschnitt des Dendriten, der sich an der Haarbasis abermals verjüngt und von zahlreichen Mikrotubuli (Fig. 68a, Mt<sub>2</sub>) erfüllt ist, deren Verbindung mit den oben genannten Mikrotubuli nicht sicher ist. Im äußersten distalen Abschnitt des Kutikulakanals hat die trichogene Zelle eine der Gelenkmembran ähnliche elastische Substanz, wahrscheinlich aus Resilin (S. 17) ausgeschieden. Bei Berührung des Haares wird auf das distale Ende des Dendriten ein durch die elastische Substanz übertragener Zug ausgeübt und dadurch ein Impuls hervorgerufen. Über die Bedeutung der Mikrotubuli dabei ist noch nichts bekannt. Im Dendriten können sich proximal vom Basalkörper endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Golgiapparat befinden, distal davon aber nur flüssiges Zytoplasma («Sensillen-Liquor») und Neurofibrillen.

Man kann die folgenden Hauptformen der Haarsensillen unterscheiden (Fig. 67):

1. Das Haar ist lang und schlank bis kurz kegelförmig, dickwandig oder solid, durch Gelenkmembran beweglich und hat nur eine Sinneszelle, die in der Regel an einem Sinneskörper endet; es dient als Verstärker von Berührungsreizen: **Tasthaare und -kegel** (Fig. 67a), Sonderfall Trichobothrien, besonders leicht beweglich, lang, dünn, in Gruben stehend, erschütterungsempfindlich (Vibrorezeptoren).

2. Das Haar ist dünnwandig, schlank bis kurz kegelförmig, unbeweglich und mit mehreren Sinneszellen versehen. Es kann Riechstäbchen enthalten und Geruchstoffe durchlassen: **Riechhaare und -kegel** (Fig. 67b), oder die Bedeckungen eines **Hygrorezeptors** bilden. Es gibt aber auch anders aussehende Hygrorezeptoren, z.B. die Büschelsensillen der Anopluren, die ein Büschel feinsten Härchen tragen.

3. Das Haar ist dickwandig, aber mit mehreren Sinneszellen ausgestattet: Thermozeptoren der *Rhodnius*-Antenne. Die Formen 1.–3. werden, je nach der Gestalt des Haarschafts, auch als *Sensilla trichodea* (61a) bzw. *basiconica* (67b) bezeichnet.

4. Das Haar ist versenkt, sonst wie 1. oder 2.: **Grubenkegel** (*Sensilla coeloconica*, 61c) oder **Sinnesflaschen** (*S. ampullacea*, 67d), die als Geschmacksorgane bzw. als besondere Organe des menschlichen Sinns dienen.

5. Das Haar ist rückgebildet, die trichogene Zelle endet an einer grötenteils aus der Gelenkmembran entstandenen Platte (Pl), die Geruchsstoffe durchlt; zahlreiche Sinneszellen mit Riechstbchen: **Sinnesplatten** (Riechplatten, *S. placodea*, e).

6. Von einem stark rckgebildeten, offenliegenden oder versenkten Tasthaar lassen sich die **Sinneskuppeln** (*S. campaniformia*) ableiten (f, g), die, mit einem glockenfrmigen Sinneskrper versehen, ber Durchbiegungen und sonstige Beanspruchung von Kutikularflchen orientieren.

1.8.2.2. Die stiftfhrenden Sensillen, die Skolopidien oder Skolopalorgane (Fig. 67h, i), die nur bei den Insekten vorkommen, sind, wie Fig. 68b zeigt, den Haarsensillen bildungshnlich und wahrscheinlich von solchen auch phylogenetisch

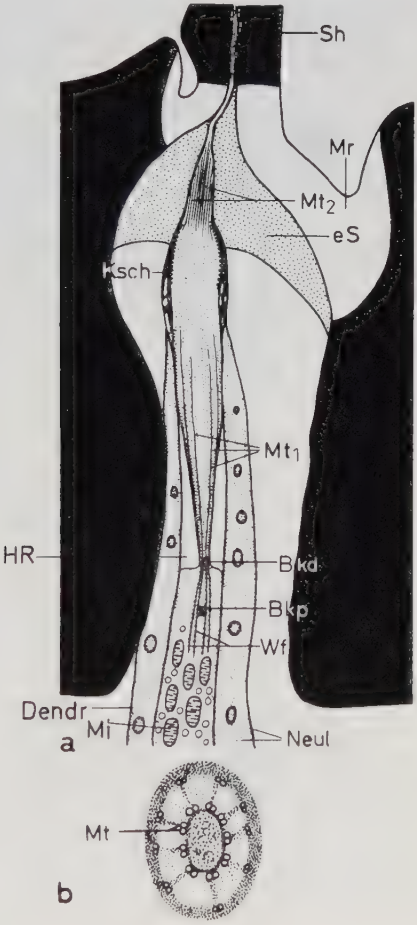


Fig. 68: Basis eines Mechanorezeptors nach elektronischen Untersuchungen. a schematischer Lngsschnitt, b Querschnitt durch den Dendriten distal vom Basalkrper (a nach THURM, b kombiniert nach verschiedenen Autoren aus SEIFERT 1970). Bkd = distaler, Bkp = proximaler Basalkrper, Dendr. = Dendrit, eS = elastische Substanz, HR = extrazellulrer Hohlraum, Ksch = kutikulare Scheide, Mi = Mitochondrien, Mr = Membranring des Haars, Mt<sub>1</sub>, Mt<sub>2</sub> = Mikrotubuli, Neul = Neurolemm, Sh = Sinneshaar, Wf = Wurzelfilamente.

im Sinne von Fig. 67h abzuleiten. Der für sie charakteristische Stift (Skolops, Sti), ist ein Homologon des Sinneskörpers der Tasthaare. Die **Kappen-** oder **Haftzelle** (KZ) entspricht der tormogenen und die **Hüll-** oder **Skolopalzelle** (HZ) der trichogenen Zelle. Es werden zwei Typen von Skolopalorganen unterschieden: amphinematische, wenn das stark verjüngte distale Ende des Dendriten mit seinen Mikrotubuli (Terminalstrang Fig. 67i, TStr) die Kappenzelle bis zur direkten Berührung mit der Kutikula durchdringt, und mononematische, wenn das distale Ende bereits in der Kappe (Fig. 69 K, Fig. 67h, Sti), wahrscheinlich einer schwammig-elastischen (Resilin? s. S. 17) extrazellulären Bildung der Kappenzelle (KZ), endet. Im Feinbau gleicht das Skolopalorgan (Fig. 69) weitgehend einem Mechanorezeptor (Fig. 68). Auch hier findet sich in einer verjüngten Stelle des Dendriten (Fig. 69, Dt) ein distaler zentriolenähnlicher Basalkörper (Bkp). Davon gehen proximad deutlich quergestreifte Wurzelfilamente aus, die einen proximalen Basalkörper (Bkp) einschließen, und distad eine aus einem einfachen Ring von 9 Doppel-tubuli bestehende Ciliarstruktur (Cs, Cilium), die sich (beim Skolopidium im

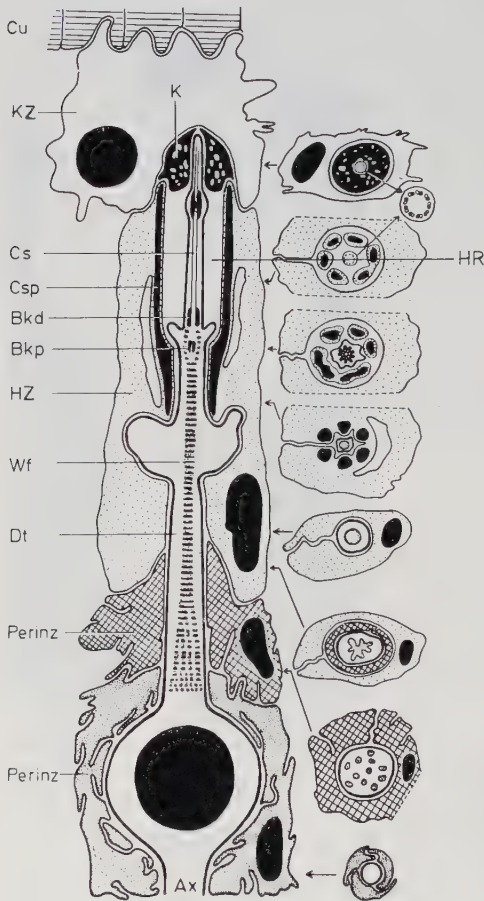


Fig. 69: Schema eines Skolopalorgans nach elektronenmikroskopischen Befunden. (Nach GRVY aus SEIFERT 1970). Ax = Axon der Sinneszelle, Bkd = distaler, Bkp = proximaler Basalkörper, Cs = Ciliarstruktur, Csp = kutikuläre Spange, Cu = Kutikula, Dt = Dendrit der Sinneszelle, HR = extrazellulärer Hohlraum, HZ = Hüllzelle, K = Kappe, KZ = Kappenzelle, Perinz = Perineuriumzelle, Wf = Wurzelfilament, ganz schwarz = Zellkerne.



Gehörorgan) bis kurz vor das Ende des Dendriten erstreckt, nachdem die Mikrotubuli dicht vorher eine Anschwellung gezeigt haben. Zwischen Dendrit und Hüllzelle befindet sich ein extrazellulärer Hohlraum (HR). Er wird von kutikularen Spangen (Csp) begrenzt, intrazellulären Abscheidungen der Hüllzelle. Sie bilden zusammen mit der Kappe den gerippten Sinnesstift (Fig. 67h, Sti).

1.8.2.3. Die **zusammengesetzten Sinnesorgane** entstehen durch Zusammenschluß von Sensillen in Feldern, Gruben, Bündeln usw., oft unter Hinzutritt gemeinsamer Hilfsvorrichtungen.

1.8.2.3.1. Die **chemorezeptorischen Sinnesorgane** sind an ihrer äußeren Form und ihrer allgemeinen Organisation kaum zu unterscheiden. Nach ihrer Leistung können sie in Geschmacks- und Geruchsorgane eingeteilt werden.

1.8.2.3.1.1. Die **Geschmacksorgane** stehen im Dienst der Nahrungsauswahl und -prüfung. Sie sprechen nur auf sie unmittelbar berührende gelöste Geschmacksstoffe an, die sie nach den vier Qualitäten süß, sauer, salzig und bitter unterscheiden. Dabei braucht ein für eine Art z.B. als Süßstoff wirkender Stoff auf eine andere Art keineswegs als solcher zu wirken.

So werden von der Honigbiene nur die Lösungen von Rohr-, Malz-, Trauben- und Fruchtzucker, sowie von Melezitose, Trehalose, Fukose,  $\alpha$ -Methylglukosid und Inositol als süß empfunden, während für sie unser künstlicher Süßstoff Saccharin, aber auch mindestens 25 für den Menschen süß schmeckende Zuckerarten geschmacklos sind. Für die lebenswichtigen Geschmacksstoffe liegt vor allem im Hungerzustand die Reizschwelle besonders niedrig, doch kann sie auch Änderungen unterworfen sein. Eine 2%ige Zuckerlösung, die für uns noch deutlich süß schmeckt, wird von den Bienen als geschmacklos empfunden, im Sommer nehmen sie eine 4%ige Lösung gern an, im Mai dagegen, wenn die Blüten eine reiche Tracht bieten, lehnen sie eine solche auch noch ab. Je größer das Angebot an Nektar ist, um so höher muß sein Zuckergehalt sein, damit er von den Bienen eingetragen wird. In dieser Zeit wird der Honig für den Winter gespeichert. Er hält sich aber nur, wenn er genügend eingedickt ist. Je höher sein Zuckergehalt ist (in Deutschland im Mittel etwa 40%), um so mehr erleichtern sich die Bienen die Arbeit des Eindickens. Zugabe von Salz und Säure zur Zuckerlösung merken die Bienen etwa in der gleichen Konzentration wie der Mensch, gegen den Bitterstoff Chinin dagegen sind sie sehr unempfindlich.

Die Geschmacksorgane liegen ihrer Aufgabe entsprechend am Epipharynx, wo sie häufig ein zusammengesetztes Sinnesorgan bilden, und auf den Mundwerkzeugen (Palpen), außerdem auch an den Tarsen. Bei den zapfenförmigen Schmeckhaaren ist die Kutikula an der Spitze durchbrochen (Fig. 70a). Die Schmeckstoffe wirken nur, wenn sie an die Haarspitze gebracht werden, wo sie offenbar durch diesen apikalen Porus eindringen und auf die Rezeptorzellen einen Reiz ausüben.

Nach elektrophysiologischen Untersuchungen an der Stubenfliege werden ihre Schmeckreaktionen (Ausstrecken oder Zurückziehen des Rüssels) von vier Zellen gesteuert, wobei ein oder zwei Zellen auf Wasser, eine auf Kohlenhydrate und eine oder zwei auf Salze reagieren.

1. Die Wasser-Rezeptorzelle ist in der Ruhe schwach spontan aktiv und beantwortet einen Wasserreiz mit einer Erregungsspitze von fast 200 Hz und einem nachfolgenden, leicht abfallenden Plateau von etwa 40 Hz. Bei Zusatz von Salzen wird die Erregung in Abhängigkeit von der Konzentration und der Wertigkeit der Kationen gehemmt, während Anionen dabei keine Rolle spielen. Nicht-Elektrolyte hemmen die Reaktion mit zunehmendem osmotischen Druck der Testlösung. Die Erregung ist also primär ein osmotischer Reiz, wobei durch Eindringen von Wasser durch die Membranporen in das Dendritenplasma Strömungspotentiale entstehen. Anionen dürften negative Ladungen

in den Membranporen besetzen und dadurch das Strömungspotential erniedrigen, wodurch eine akzeptorische Hemmung erfolgt. Auch Nicht-Elektrolyte führen zum gleichen Ergebnis, weil mit zunehmender Annäherung an den isoosmotischen Zustand zwischen der den Reiz auslösenden Testlösung und dem Dendritenplasma das Strömungspotential ebenfalls erniedrigt wird.

2. Der Salzrezeptor, der durch einwertige Kationen erregt und durch zweiwertige blockiert wird, wirkt als Antagonist des Wasserrezeptors. Die Anionen spielen auch hier keine Rolle. Die Zellerregung wird mit Hilfe von Ionenströmen ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  und  $\text{Cl}^-$ ) zu deuten versucht, wonach das erregende Rezeptorpotential von den Permeabilitätskonstanten und den Ionenaktivitäten auf beiden Seiten der Membran bestimmt wird. Durch zweiwertige Ionen ( $\text{Ca}^{++}$ ) werden wahrscheinlich die normalen Ionenströme gehemmt, weil durch ihre vorübergehende Absorption während des Reizes die Membranporen verschlossen werden.

3. Der Zuckerrezeptor scheint aus zwei Untereinheiten zu bestehen, die entweder mit einem Disaccharidmolekül oder mit zwei Monosaccharidmolekülen in Wechselwirkung treten. Nach einem anderen Deutungsversuch wird der rezeptorische Primärprozeß als eine Zucker-Enzym-Wechselwirkung betrachtet. Es zeigt nämlich auf den Tarsen und dem Rüssel, wo sich Schmeckhaare befinden, ein zuckerspaltendes Enzym, eine  $\alpha$ -Glukosidase, die höchste Aktivität. Es spaltet nur Glukoside mit  $\alpha$ -Bindungen. Alle so gebundenen Zucker zeigen auch hohe Reizwirkung, während Reizungen durch Zucker mit anderen Bindungen wie Cellobiose oder Lactose vom Rezeptor schlecht oder gar nicht beantwortet werden. Die entscheidende Rolle bei der Transduction spielt hierbei wohl nicht die Zuckerspaltung selbst, sondern die Adsorption von Mono- und Disaccharidmolekülen am Rezeptorenzym.

1.8.2.3.1.2. Die **Geruchsorgane** orientieren das Insekt über entfernte Körper, die flüchtige Riechstoffe an das Medium (Luft oder Wasser) abgeben. Die Riechbarkeit hängt vom Vorhandensein bestimmter Moleküle ab, die Geruchsqualität von der chemischen Konstitution der Riechstoffe. Unterschiede im Geruchsvermögen der einzelnen Arten erklären sich hauptsächlich durch verschiedene Lage der Reizschwellen für die einzelnen Qualitäten. Für besonders lebenswichtige Reize (Nahrungs-, Sexualduft) liegt die Schwelle sehr niedrig.

Durch Dressurversuche mit duftenden Blumen oder ätherischen Ölen, die mit der Darbietung von Futter verbunden waren, hat man festgestellt, daß die Riechschärfe der Bienen unsere menschliche kaum übertrifft. Besonders empfindlich sind sie für den Sterzelduft, den die «steißelnden» Bienen von ihrem steil erhobenen Hinterleib unter lebhaftem Flügelfächeln am Flugloch, beim Vorspiel und Einzug des Schwarmes oder beim Wiederfinden der vermißten Königin, und zur Markierung einer besonders ergiebigen Trachtquelle aussenden, wodurch alle herumschwärmenden Bienen wie von einem Magneten angezogen werden. Aasgeruch, wie er von manchen Dipteren- und Käferblüten (Aasfliegenblumen wie Aronstabgewächsen) oder Pilzen (Stinkmorchel) ausgeströmt wird, wirkt abschreckend auf die Bienen, aber anlockend auf gewisse Fliegen, Mücken und Käfer (Aaskäfer). Viele Schmetterlinge finden nicht nur ihre Weibchen und nektarliefernde Blüten mit dem Geruchssinn, sondern auch die Futterpflanzen für ihre Raupen zur Eiablage. Dabei dient bei den Taginsekten der Gesichtssinn zur Fernorientierung (z.B. Bienen) und der Geruchssinn zur Nahorientierung, bei in der Dunkelheit fliegenden Insekten aber der Geruchssinn zur Fernorientierung. So werden z.B. die Männchen von Saturniidae und Lasiocampidae auf weite Entfernungen von den unbefruchteten Weibchen angelockt. Die langröhrigen «Schwärmerblumen», z.B. die Blüten des Geißblattes (*Lonicera*), blühen erst am Abend unter Entbindung eines starken Duftes auf, der die Sphingidae anlockt, denen dann die helle Blütenfarbe zur Nahorientierung dient und den Weg zur Nektarquelle zeigt. Parasitische Hymenopteren erkennen ihre Wirte (Larven oder Eier anderer Insekten) mit dem Geruchssinn, aber auch, ob diese schon vorher mit Parasiteneiern belegt

wurden. Bremsen und Stechmücken werden von CO<sub>2</sub> (aus gepreßtem Kohlensäureschnee bestehendem Trockeneis) stark angelockt.

Die Riechhaare oder Riechzapfen sitzen vor allem auf den Fühlern, außerdem auch bei manchen Insekten auf den Palpen (z.B. bei den Mistkäfern) oder auf den Labellen (z.B. bei Schmeißfliegen). Bei dem im Wasser lebenden *Hydrophilus*, dessen Fühler bei der Atmung eine wichtige Rolle spielen (s. S. 417), sind die Geruchssensillen nur auf die Palpen beschränkt. Da auf den Fühlern neben den Geruchssensillen auch Tastsensillen stehen, ist anzunehmen, daß die Insekten einen Geruchs- und Tasteindruck miteinander verbinden. Wir können uns das nicht recht vorstellen. Es muß ähnlich sein, wie wir mit dem Gesichtseindruck einen Tasteindruck verbinden und dadurch plastisch sehen. Man könnte (mit FOREL) sagen, daß die Insekten «plastisch riechen». Die Bienen hätten demnach also etwa einen sechs-eckigen Wabengeruch in ihrem finsternen Nest.

Die ganze Wandfläche der Kutikula der Riechhaare und Riechzapfen ist von feinen, nach außen offenen Poren und Tubuli durchsetzt (Fig. 70b, c, 71), wodurch sehr wahrscheinlich die Riechstoffe eindringen, um die Rezeptorzelle zu reizen. Die ganze Haaroberfläche dient demnach als Molekülfangsystem. Außerdem sind die Riechhaare vielfach so angeordnet, daß sie gleichsam ein engmaschiges Sieb bilden, das den Duftstoff aus der Luft weitgehend absorbiert (z.B. auf den Antennenästen beim chinesischen Maulbeerseidenspinner). Die Riechsensillen sind auf bestimmte Duftstoffe spezialisiert, insbesondere auf Nahrungsduftstoffe und sexuelle Lockstoffe (Pheromone s. S. 270 und 478).

Am besten sind die Leistungen der für den sexuellen Lockstoff empfindlichen Rezeptorzellen des Männchens des chinesischen Maulbeerseidenspinners (*Bombyx mori*) (mit

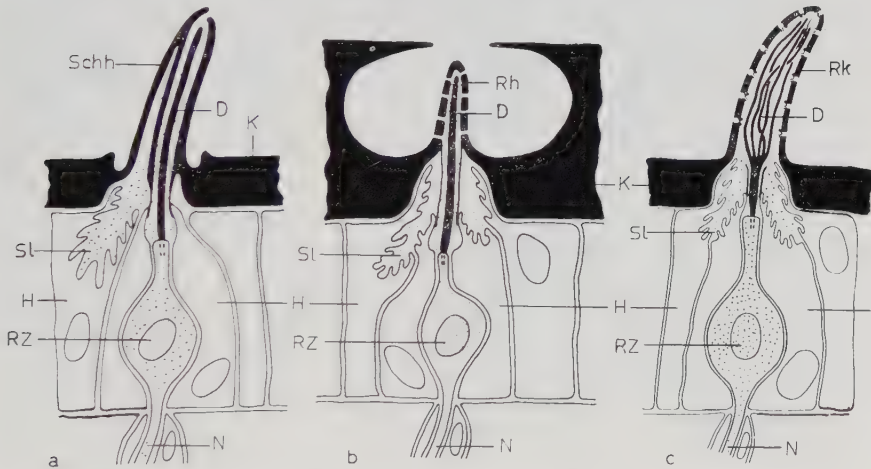


Fig. 70: Chemorezeptorische Sensillen (schematisch). a Fliegen-Schmeckhaar mit apikalem Porus, b Heuschrecken-Grubenkegel mit lateralen Poren, c kurzes Riechhaar von einem Totengräber mit zahlreichen Poren und Porentubuli und verzweigtem Dendrit (s. auch Fig. 71). (Nach HANSEN, STEINBRECHT und ERNST aus SCHNEIDER 1971).

D = Dendrit, H = Hüllzellen, K = Kutikula, N = Neurit, Rh = Riechhaar (in c) bzw. Grubenkegel (in b) mit von Poren durchsetzter Wandung, Rz = Rezeptorzelle, Schh = Schmeckhaar mit apikalem Porus, Sl = Sensillenliquor.



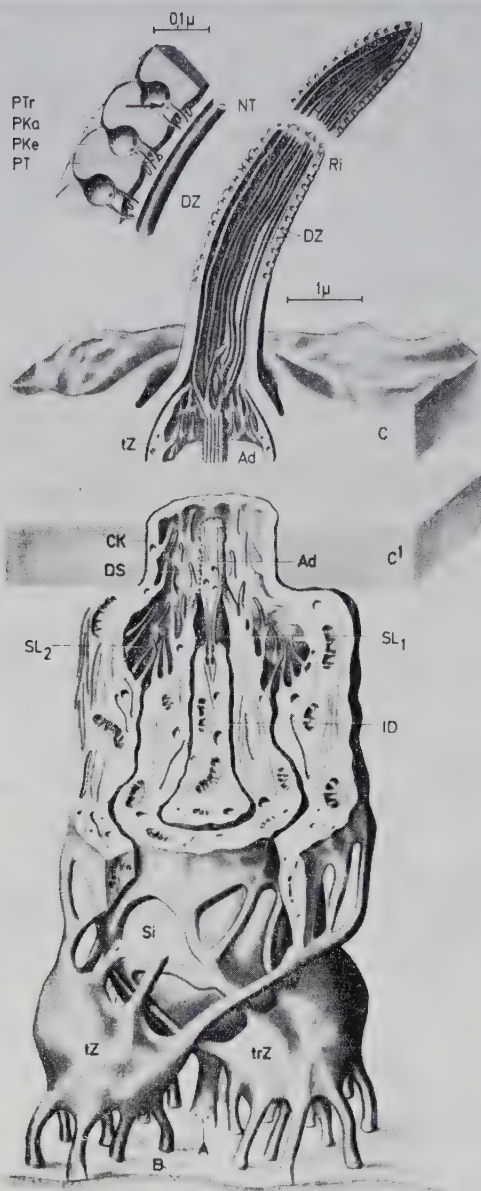


Fig. 71: Olfaktorisches Sensillum auf der Antenne von *Necrophorus*. Rekonstruktion nach elektronenmikroskopischen Serienschritten von Sensillum basiconicum. Das Riechhaar selbst ist nur zu einem Drittel seiner Länge und von der Antennenkutikula werden nur die oberste und unterste Schicht gezeigt. (Aus ERNST 1969).

A = Axon, Ad = Außensegment des Dendriten, B = Basalmembran, C = Oberflächenschicht und C<sub>1</sub> = unterste, dem Epithel aufliegende Schicht der Kutikula, CK = Kutikulakanal, durch den das Riechhaar hindurchtritt, DS = Dendritenscheide, DZ = Dendritenzweige, ID = Innensegment des Dendriten, NT = Neurotubulus (Teil eines Dendritenzweiges), PKa = Porenkanal, PKe = Porenkessel, PT = Porentubulus, PTr = Porentrichter, Si = Sinneszelle, SL<sub>1</sub> und SL<sub>2</sub> = Sensillenliquor, trZ = trichogene Zelle, tZ = tormogene Zelle. - NT, PKa, PKe, PT, PTr liegen auf einem stärker vergrößerten Stück der Wandung des Riechhaares.

Hilfe der elektrophysiologischen Methode) untersucht. Auf einer seiner Antennen befinden sich rund 16000 etwa 100  $\mu$  lange Rezeptorhaare (Sensilla trichodea) mit 25000 Rezeptorzellen für den Lockstoff, die beim Weibchen fehlen. Die mittlere Reaktionszeit der Männchen beträgt 0,86 sec. In dieser Zeit treffen auf die 25000 Zellen rund 300 Lockstoff-Moleküle, d.h. etwa nur 1% der Zellen haben einen Molekültreffer zu verzeichnen.



Jeder Treffer löst einen Nervenimpuls aus. Bei Zunahme der Reizstärke steigt die Zahl der Impulse langsamer als die der Treffer. Nahezu alle auf die Haaroberfläche treffenden Moleküle wandern zu den Akzeptoren der Dendritenmembran, weshalb während der Reaktionszeit etwa 200 Impulse von den Antennen zum Riechhirn laufen. Die Spontanaktivität aller Lockstoff-Rezeptoren beträgt 1600 Impulse in 0,86 sec. Der Falter reagiert auf Lockstoffmoleküle noch, wenn davon  $10^3/\text{cm}^3$  in einem Luftstrom von 60 cm/sec enthalten sind.

Bei den Rezeptorzellen gibt es zwei Typen, deren Dendriten nebeneinander im Sensillum liegen. Die eine reagiert mit Erregung auf sauerstoffhaltige und die andere auf stickstoffhaltige Verbindungen. Damit ein Molekül als Riechstoff wirken, d.h. mit den Akzeptoren der Dendritenmembran reagieren kann, muß es polar gebaut sein, mit seiner Kohlenstoffkette schwache Dispersionsbindungen eingehen und mit seiner funktionierenden Gruppe eine etwas stärkere, eindeutig gerichtete Bindung bilden können. Der oben erwähnte sexuelle Lockstoff von *Bombyx mori*, das Bombycol, ein Alkohol (10-trans, 12-cis-Hexadecadien-1-01), wird in den Fühlern (aber auch, allerdings nicht so deutlich, im ganzen Körper) relativ zur Reaktion langsam und weitgehend in eine Säure und einen Ester umgebaut.

Die Rezeptorzellen sind so empfindlich, wie es physikalisch überhaupt möglich ist. Das Insekt hat sich aber gegen zu viele Störungen abgesichert, indem erst eine Vielzahl von Zellen erregt werden muß, um ihm eine Empfindung wirklich zu vermitteln.

**1.8.2.3.2. Organe des Feuchtigkeitssinns, Hygrorezeptoren**, kommen bei den Insekten sehr häufig vor, sie können auf Schwankungen des Sättigungsdefizits oder des Dampfdrucks der Luft ansprechen, d.h. als Evaporimeter bzw. als Hygrometer arbeiten.

Der erste Funktionstyp ist bei *Culex*, *Tenebrio* und *Pediculus*, der zweite bei Drahtwürmern (*Agriotes*) nachgewiesen. Die Sensillen sind, soweit bekannt, dünnwandig, haar- bis kegelförmig (*Culex*, *Tenebrio*, *Blattella*) oder büschelförmig (*Pediculus*) und mit mehreren Sinneszellen ausgestattet. Bienen können beim Fliegen in ruhender Luft Feuchtigkeitsunterschiede bis zu 5% wahrnehmen und im Gedächtnis behalten (wichtig für das Auffinden von Wasser an heißen Tagen für die Temperaturregulierung im Stock und Futtersaftbereitung).

**1.8.2.3.3. Temperatursinn** tritt in zwei Hauptformen auf, als einfaches Ansprechen auf Temperaturdifferenzen und als Ansprechen auf Wärmestrahlung.

Die erste Form, nachweisbar als **Aufsuchen einer bestimmten Vorzugszone im Temperaturgefälle** der Temperaturorgel, zeigen alle daraufhin untersuchten Insekten (S. 434). Die Thermorezeptoren erweisen sich dabei meist als über den ganzen Körper verteilt, doch kommt es vor, daß sie an den Beinspitzen (z.B. Blattodea) oder an den Antennen (*Rhodnius*, *Pediculus*, *Apis*) besonders dicht stehen. Welche Sensillentypen dabei beteiligt sind, ist nur in ganz vereinzelten Fällen klargestellt (z.B. *Rhodnius*, s. S. 110).

**Reaktionen auf Wärmestrahlung**, bedeutsam für die Regelung der Körpertemperatur (S. 429) und, bei den Warmblüterparasiten, für das Aufsuchen der Nahrungsquelle (S. 414), sind zwar, als Orientierung nach einer Wärmequelle, häufig, aber noch nicht genau genug untersucht, um sie deutlich von den Reaktionen des ersten Typs abzugrenzen. Von den *Aedes*-♀ ist bekannt daß sie nicht auf die Wärmestrahlung selbst, sondern auf den Konvektionsstrom ansprechen, der diese begleitet und die Tiere auch trifft, wenn die Wärmestrahlen durch geeignete Filter abgeschirmt sind. Es handelt sich also hier und vielleicht auch in anderen Fällen wohl nur um eine besonders hohe Strömungsempfindlichkeit, eine Spezialisierung des mechanischen Sinns und seiner Organe.

**1.8.2.3.4. Organe des mechanischen Sinns** sind zunächst die Tasthaare und -kegel, die auf Berührungsreize und, wenn sie leicht beweglich sind, auch auf Strömungen im Medium (Strömungssinn) und als Vibrorzeptoren auf Erschütterungen der Unterlage ansprechen (Schall s. S. 119).

Sie sind über den ganzen Körper verbreitet, finden sich aber in besonders großer Zahl an den der Berührung vorzüglich ausgesetzten Stellen des Rumpfes und den Anhängen, zumal an den Antennen, Mundgliedmaßen, Beinspitzen, Flügeln, Cerci und äußeren Geschlechtsorganen. Trichobothrien liegen, oft in Feldern vereint, vor allem am Hinterleibsende.

Im typischen Fall, der anscheinend auf alle Landinsekten zutrifft, geschieht die Wahrnehmung der Lage des eigenen Körpers und seiner Bewegungen durch **einfache propriozeptive Organe**, die als Tasthaare an verschiedenen Körperstellen, sowie als freie Nervenendigungen an den Gelenkhäuten (S. 106), den Muskeln der inneren Organe und vielleicht an den Ansatzstellen der Skelettmuskulatur vorkommen und zusammen mit meist saitenartig gespannten und amphinematischen, oft zu Bündeln vereinigten Skolopidien, den Chordotonalorganen, auf Veränderungen der Stellung der einzelnen Hautpanzerteile zueinander ansprechen. Dazu kommen die Sinneskuppeln, die z.B. an den Flügeln, aber auch an vielen anderen Körperstellen, die Wirkung von Zug- und Druckkräften auf die Sklerite kontrollieren und, gemeinsam mit den anderen genannten Organen, auch den je nach der Lage des Körpers verschiedenen Druck oder Zug, den jener z.B. auf die Beine ausübt, als Reiz rezipieren können.

Die Stetigkeit des Auftretens solcher Reize befähigt die propriozeptiven Organe außerdem dazu, als **Stimulatoren** zu wirken, d. h. dem Zentralnervensystem ständig Erregung zur Speicherung zuzuführen. Die **Halteren** der Strepsipteren und der Dipteren (S. 405), die Gruppen von Sinneskuppeln und Skolopidien enthalten, werden in diesem Sinn gedeutet, doch steht wenigstens für gewisse Dipteren fest, daß damit ihre Bedeutung nicht erschöpft ist.

Vielmehr dienen sie hier als eine besondere, während des Fluges wirksame Art von **Gleichgewichtsorganen**, die das Tier über seine Lage im Raum orientieren und gleichzeitig nach dem Gyroskopprinzip als Kreiselstabilisatoren arbeiten. Statische Organe im üblichen Sinn des Wortes sind nur bei gewissen aquatischen Dipterenlarven und bei einigen Wasserwanzen (*Aphelocheirus*-Arten und Nepiden) sicher nachgewiesen. Als rezipierende Teile treten dabei stets Tasthaare auf, als Reizkörper dient fast ausnahmslos Luft.

Die Tasthaarpolster, die bei vielen Insekten in der Halsgegend gelegen sind, und Bewegungen des Kopfes registrieren, sind bei Formen mit vielseitig beweglichen Köpfen (Hymenopteren, Mantiden, Odonaten) besonders wohl entwickelt und arbeiten bei den Odonaten nachweislich als **dynamische Organe**. Den Sinneshaarpolstern sind hier Kontaktstücke gegenübergestellt, die bei bestimmten Kopfbewegungen bestimmte Sensillengruppen taktil reizen, indem sie die Haare abbiegen. Asymmetrische Reizung wird durch Änderungen im Anstellwinkel der Flügel (Flügelverwindung) und im Spannungszustand bestimmter Halsmuskeln beantwortet, beides zusammen hat die Wiederherstellung der symmetrischen Kopfhaltung durch Rumpf- bzw. Kopfbewegung und damit Erregungsgleichgewicht im System der Halshautorgane zur Folge.

Die **Chordotonalorgane** kommen in recht regelmäßiger, segmentaler Anordnung als truncale Chordotonalorgane im Stamm, als antennale in den Antennen (Fig. 72a), als pedale in den Beinen, als pterale in den Flügeln vor. Bei verschiedenen Gruppen mit Sicherheit homolog ist das **Johnstonsche Organ**, das als ein Hohlzylinder von Skolopidien der Wand des 2. Antennenglieds (Pedicellus) anliegt (Fig. 36, 72), Bewegungen der Antennengeißel wahrnimmt und so als ein Organ

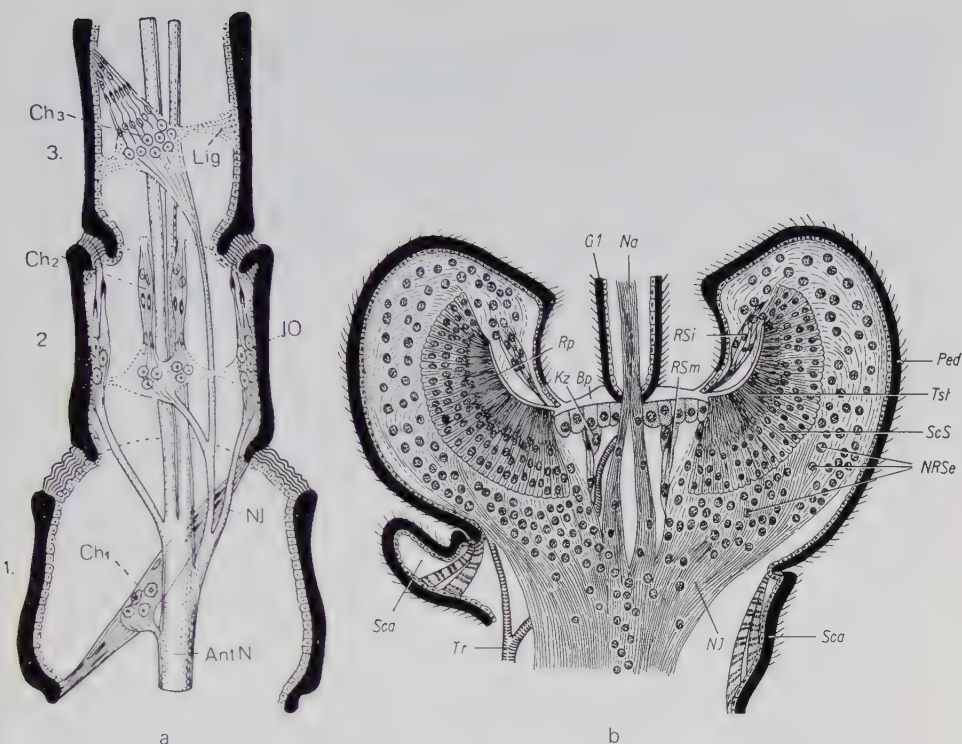


Fig. 72: Bau des Johnstonschen Organs. **a** nach einem verhältnismäßig einfachen Bauplan bei der Laubheuschrecke *Meconema thalassinum*, **b** nach einem sehr komplizierten Bauplan bei einer Stechmücke (a nach DEBAUCHE, b nach RISLER verändert aus SEIFERT 1970). Bp = Basalplatte des Gelenks der Fühlergeißel, G1 = 1. Geißelglied, an dessen distalem Ende lange, hier nicht mehr gezeichnete Haare sitzen (die folgenden Geißelglieder tragen ebenfalls einen Kranz langer Haare), Kz = Kappenzelle eines Skolopidiiums des mittleren Rings, Na = Fühlernerv, NJ = Nerv des Johnstonschen Organs, NRSe = Kerne der Sinneszellen des äußeren Skolopidienringes, Ped = Pedicellus, Rp = eine der radiär von Bp ausgehenden Rippen, woran sich der Kranz der äußeren Skolopidien anheftet, RSi = innerer Skolopidienring, RSm = mittlerer Skolopidienring, Sca = Scapus, ScS = Skolopidienschicht des äußeren Ringes mit Hüllzellenkernen, Tr = Trachee, Tst = Terminalstränge der ScS. Zahl der Skolopidien etwa 30000.

Die behaarte Geißel *g*, wird durch Schallwellen in Fibration gesetzt, die über die Basalplatte (Bp) und ihre Verlängerung in den Rippen der Septen (RSpt) auf die in einem inneren (RSi) und einem äußeren Ring (ScS) im Pedicellus angeordneten Skolopidien. Durch den Übertragungsmechanismus wirkt schon die geringste Bewegung der Geißel einen relativ großen Ausschlag der Rippen und damit einen Zug bzw. Druck auf die Skolopidien des äußeren Ringes.

des Luftströmungssinns (nachgewiesen bei Fliegen s. S. 404) oder, ebenso wie manche pedale Skolopalorgane (Subgenualorgan), als Organ des Erschütterungssinns (*Gyrinus*) oder schließlich als Gehörorgan zu wirken vermag.

Die **Gehörorgane** können auf die Schallschnelle oder auf den Schalldruck ansprechen. Als Schnellempfänger arbeiten z.B. einfache Haarsensillen bei den



*Vanessa*-Raupen und die Johnstonschen Organe der Culiciden-Männchen, die besonders hoch differenziert und in eigenartiger Weise mit der langbehaarten Antennegeißel verbunden sind (Fig. 72b). Vorwiegend als Druckempfänger scheint dagegen die Mehrzahl der **Tympanalorgane** zu arbeiten.

Sie entstehen an morphologisch sehr verschiedenwertigen Stellen aus truncalen und pedalen Chordotonalorganen durch Hinzutritt eines Tympanums, d.h. einer verdünnten, gespannten Hautstelle, an die sich von innen her eine Tracheenblase legt. Das «Trommelfell» kann daher frei schwingen und aufgefangene Schallwellen an das Sinnesorgan weiterleiten, das aus mehr oder weniger zahlreichen, fast immer mononematischen Skolopidien mit oder ohne Saitenspannung besteht. Die Zahl der Skolopidien und ihre (verschiedene) Länge scheinen über den Bereich der rezipierbaren Töne zu entscheiden (Fig. 184, Sti; 200b, Scol.Org).

**1.8.2.3.5. Photorezeptoren** sind Sinneszellen, die eine Reizung mit Licht aus einem engeren oder weiteren Bereich elektromagnetischer Wellen innerhalb der Bandbreite von 200 bis 800 nm Wellenlänge aufnehmen und an das Zentralnervensystem weiterleiten. Im Insektenauge hat man gewöhnlich zwei Empfindlichkeitsmaxima, das eine bei 350 nm (im ultravioletten Bereich des Spektrums) und bei ungefähr 500 nm (Blaugrün). 600–650 nm bilden in den meisten Fällen bereits die oberste Grenze seiner Reaktionsfähigkeit. Die Lichtquanten werden von einem Sehpigment absorbiert, das bei den Insekten wie der Sehpurpur der Wirbeltiere ein Chromprotein ist, das als prosthetische Gruppe **Retinin**, einen Carotinfarbstoff, enthält, aus dem bei der Belichtung **Retinol** (= Vitamin A) gebildet wird. Im Dunkeln muß das Retinin wieder resynthetisiert werden.

**1.8.2.3.5.1. Ein dermaler Lichtsinn** ist vorhanden, wenn solche Zellen ohne besondere Hilfsorgane im Integument vorkommen, was bei Insekten immer dann der Fall ist, wenn sie trotz Blendung (Schaben, Mehlkäfer, Raupen) oder Augenlosigkeit (Höhlenkäfer, Arbeiter der Termiten) auf Lichtreize reagieren. Die Wahrnehmung der Fotoperiode, wodurch manche Insekten besondere Entwicklungsschritte einleiten, z.B. Eintritt in die Diapause (S. 442) oder Ausbildung einer bisexuellen Generation nach einer Reihe parthenogenetischer Generationen bei Blattläusen (S. 443f.) soll ebenfalls direkt durch die Haut erfolgen.

**1.8.2.3.5.2. Die Augen** sind durch besondere, mit einem aus schräg oder quer zur Einfallrichtung des Lichts orientierten Mikrovilli, röhrenförmigen Ein- und Ausstülpungen der Zellmembran, aufgebauten Rhabdomer (früher nicht ganz zutreffend als «Stiftchensaum» bezeichnet) versehene Sinneszellen, die Sehzellen, gekennzeichnet, die stets in Mehrzahl um eine Achse geordnet, zu optischen Sensillen zusammentreten. Ihre Rhabdomere, in deren Mikrovilli die Sehpigmentmoleküle eingelagert sind, sind der Achse zugekehrt und können getrennt bleiben (Dipteren) oder (bei den meisten Insekten) zu einem zentralen, stabförmigen fusionierten Rhabdom verschmelzen. Zu den Sensillen treten regelmäßig noch lichtbrechende (dioptrische) Hilfsvorrichtungen, die Lichtstrahlen bestimmter Richtung auf dem Rhabdom vereinigen, und Pigmentzellen, die Lichtstrahlen anderer Richtung abfangen. Die Schirmpigmente (akzessorische Pigmente), die in bedeutend größerer Menge als die Sehpigmente im Auge vorhanden sind, sind braune Ommochrome und rote Pteridine (S. 28).

In Augenfarbenmutanten können diese Schirmpigmente ganz oder teilweise fehlen. Ersteres ist z.B. der Fall bei der weißäugigen Mutante *white* von *Drosophila*, während den Mutanten *vermilion* und *cinnabar* nur die Ommochrome fehlen.



Die Kutikula wird über dem Auge zur Cornea, d.h. sie ist glasklar, oft linsenförmig und wird von durchsichtigen Corneazellen aufgebaut. Diese sind ebenso wie die typischen Pigmentzellen sowie die Linsenkörper- und Kristallzellen, die den dioptrischen Apparat vervollständigen, und die Sehzellen selbst Abkömmlinge der Epidermiszellen, aus denen sie sich während der Keimesentwicklung oder postembryonal (Holometabola) in der aus Fig. 139e und 73c ersichtlichen Weise durch differenzielle Mitosen (s. S. 236), Gestaltsveränderung, Versenkung, Überschiebung usw. herausbilden.

Die **Einzeläugen** besitzen nur einen dioptrischen Apparat, meist für zahlreiche Sensillen, die mit ihren Rhabdomen in einer oder mehreren Schichten zur Retina zusammentreten (Fig. 73a, b). Einzeläugen finden sich normalerweise in Dreizahl als dorsale **Ozellen** in der auf Fig. 35 ersichtlichen Anordnung an der Stirn und am Scheitel; sie sind nur bei geflügelten Formen wohl entwickelt.

Der dioptrische Apparat wird entweder als dicke, bikonvexe Cornealinse von einer Schicht von Corneazellen (Cg) aufgebaut (Fig. 73b) oder die Kutikula bleibt dünn, und die Corneazellen bilden, in einer bis mehreren Schichten liegend, einen zelligen Linsenkörper (Fig. 73a). Die optischen Sensillen sind voneinander nicht oder durch besondere

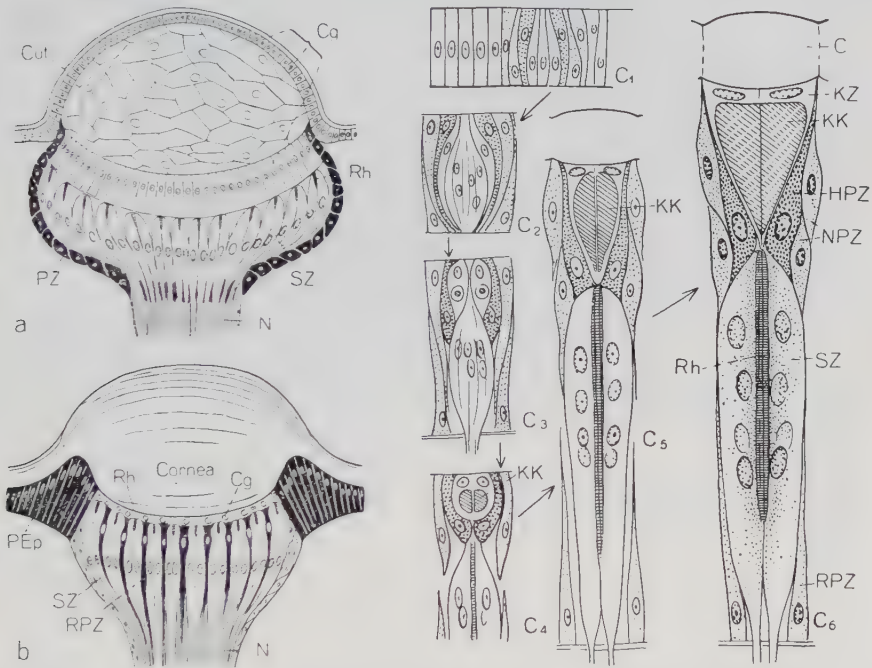


Fig. 73: a, b Schematische Schnitte durch typische Ozellen mit einschichtiger Retina. a mit zelligem Linsenkörper und umhüllenden Pigmentzellen (Ephemeriden), b mit Cornealinse, Retinapigmentzellen und epidermalem (Iris)pigment. c<sub>1-6</sub> Schema der (postembryonalen) Entwicklung und des Baues eines (eukonen) Ommatidiums eines Appositionsauges (Längsschnitt). Die Pigmentierung ist, um die Zellformen zu kennzeichnen, schon in Stadien eingetragen, wo sie in Wirklichkeit noch fehlt (c<sub>1-4</sub>). Vgl. Fig. 139c.

C = Cornea, HPZ = Hauptpigmentzelle, KK = Kristallkegel, KZ = Kristallzelle, NPZ = Nebenpigmentzelle, Rh = Rhabdom, SZ = Sehzelle, andere Abkürzungen s. Text.

Retinapigmentzellen (RPZ) optisch isoliert. Im übrigen ist Pigment entweder in Zellen gehäuft, die den Ocellus umgeben (PZ, Fig. 73a), oder es liegt in den dem Ocellus benachbarten Epidermiszellen (PEp, Fig. 73b) bzw. Kutikularbezirken.

Lateral gelegene Einzelaugen sind die larvalen **Stemmata**, die vor allem bei Holometabolen vorkommen und gewöhnlich in der Anlage des Komplexauges verschwinden. Sie gleichen im Bau oft weitgehend den Ommatidien der Komplexaugen.

Die **Komplexaugen** (Fig. 73c, 74) liegen an den Seiten des Kopfes und bestehen aus wenigen bis sehr vielen (bis zu 28000) keilförmigen Einzelaugen, den Ommatidien, die sich zu einer kugelschalenförmigen, ringsum von einer Hautfalte, der Augenkapsel AK, begrenzten, nach innen von der Basalmembran (BM) abge-

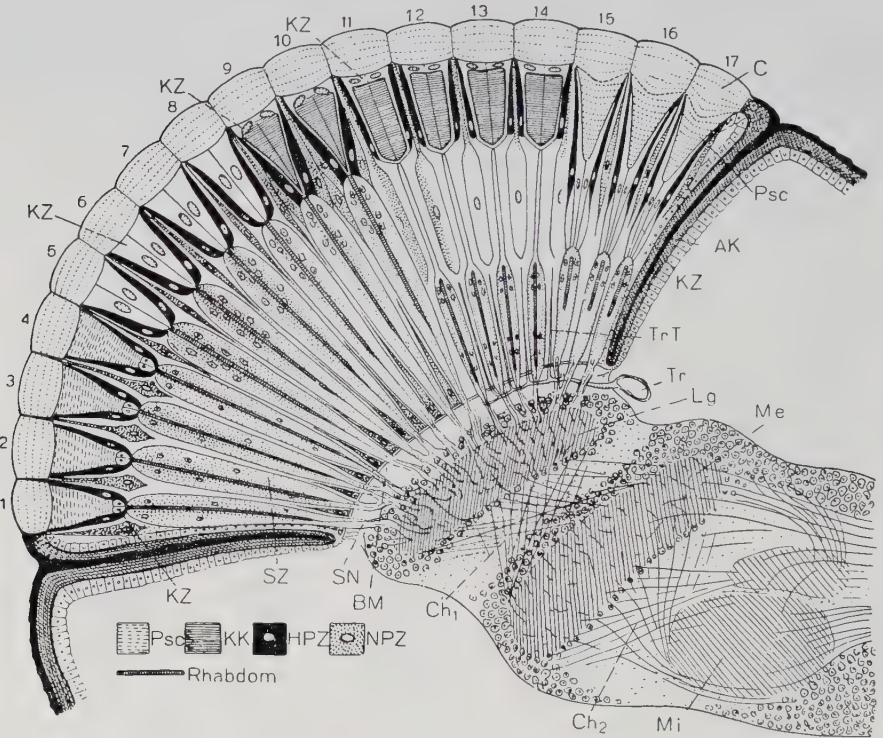


Fig. 74: Kombiniertes Schema eines Schnittes durch ein Komplexauge und den zugehörigen Lobus opticus.

Die Ommatidien 1–4 sind pseudokon mit weichem Konus, 5–8 akon, 9 und 10 eukon mit terminalem, 11–14 eukon mit zentralem Kristallkegel, 15–17 pseudokon mit kutikularem Konus. 1–10 Appositionsauge, 11–17 Superpositionsauge, das Ommatidium 11 zeigt Helladaptation.

AK = Augenkapsel, BM = Basalmembran, C = Cornea, Ch<sub>1,2</sub> = äußeres und inneres Chiasma, HPZ = Hauptpigmentzelle, KK = Kristallkegel, KZ = Kristallzelle, Lg = Lamina ganglionaris, Me, Mi = Medulla externa, interna, NPZ = Nebepigmentzelle, Psc = Pseudokonon, SN = Sehnervenzone, SZ = Sehzellen, Tr = Trachee, TrT = Tracheentapetum.

schlossenen Masse zusammenlegen. Jedes Ommatidium hat seinen eigenen dioptrischen Apparat, bestehend aus einer uhrglas- oder linsenförmigen Cornea und vier zu einem Kegel vereinigten Kristallzellen (KZ, Sempersche Zellen). Die Corneae bilden zusammen ein so regelmäßiges Sechseckmuster auf der Oberfläche des Auges, daß dieses danach als Netz- oder Fazettenauge bezeichnet wird. Zwischen den Kristallzellen und der Basalmembran liegen in jedem Einzelauge die Sehzellen (SZ), ursprünglich 8 an der Zahl, die sich zur Retinula, d.h. zu einem keulenförmigen Sensillum mit axialem Rhabdom (Rh) ordnen und ihre Nervenfortsätze durch die Basalmembran hindurch in das primäre Sehzentrum, die Lamina ganglionaris (Lg, s. S. 129), entsenden. Die Ommatidien werden umgeben von Hauptpigmentzellen (HPZ) als Mantel der Kristallzellen, Nebepigmentzellen (NPZ) nahe der Cornea und Retinapigmentzellen (RPZ) an der Basis.

Wie Fig. 73 zeigt, entwickeln sich alle diese Zellen durch Umordnung um eine Achse aus den Epidermiszellen, wobei die Sehzellen und die Retinapigmentzellen von der Oberfläche abrücken, während die übrigen, offenbar durchweg an der Bildung der Cornea beteiligten Zellen sich von der Basalmembran lösen.

Hinsichtlich der feineren Ausgestaltung können folgende **Augentypen** unterschieden werden:

### 1. nach dem Bau des dioptrischen Apparats.

a) **Akones Auge** (Fig. 74, 5–8), die Kristallzellen zeigen keine besonderen Differenzierungen, ihre Kerne liegen zentral. Dies ist der ursprüngliche Typ, von ihm leiten sich ab:

b) Das **eukone Auge** (9–14), dessen Kristallzellen einen intrazellulären, weichen oder festen, oft deutlich kutikularen, terminal oder zentral gelegenen (9–10, 11–14) Kristallkegel (KK) mit den besonderen lichtbrechenden Eigenschaften des Linsenzylinders ausscheiden. Die Kerne werden nach der Cornea hingedrängt.

c) Das **pseudokone Auge** (1–4, 15–17), dessen Kristallzellen einen extrazellulären, weichen oder festen Kegel, den Pseudokonus (Psc) nach der Cornea hin ausscheiden, wobei sie selbst nach der Retinula hingedrängt werden. Der Pseudokonus kann vollkommen mit der Cornea verschmelzen (15–17), auch er hat die Eigenschaften des Linsenzylinders.

### 2. nach der Pigmentverteilung und der Lage des Rhabdoms.

a) Beim **Appositionsauge** (Fig. 74, 1–10 und 76a') liegt die Rhabdomspitze unmittelbar an den Kristallzellen bzw. dem Kegel, die einzelnen Ommatidien sind voneinander durch Sehzellenpigment und Pigmentzellen in ihrer ganzen Länge optisch isoliert, die dioptrischen Apparate, deren Pigmentmantel nur eine kleine proximale Öffnung, eine Lochblende, hat, leiten ausschließlich solche Lichtstrahlen zum Rhabdom, die in der Richtung der Längsachse des Ommatidiums einfallen. Sie werden von den distalen Enden der Rhabdomeren aufgenommen und durch ihre Membranstrukturen bis zu ihrer Basis geleitet, wobei ein Teil des Lichtquantums absorbiert wird und über chemische Zwischenprozesse (S. 120) zur Entstehung eines elektrischen Stromes führt, der von den Nervenfasern (Axione) aufgenommen und an höhere Nervenzentren weitergeleitet wird. Jede Retinula bildet nur einen Licht- oder Dunkelpunkt ab; das (aufrechte) Bild, das vom ganzen Auge aufgenommen wird, setzt sich aus solchen mosaikartig nebeneinander liegenden (apponierten) Punkten zusammen (musisches Sehen, Fig. 75a). Auch elektrisch sind die Sehzellen eines Ommatidiums miteinander bis zu einem gewissen Grad verbunden, wodurch sich die Erregung einer Zelle auch auf die übrigen Sehzellen der gleichen Retinula übertragen kann. Allerdings wirkt das Ommatidium nicht vollständig als eine funktionelle Einheit; denn die einzelnen Sehzellen sprechen infolge verschiedener Zusammensetzung ihrer Schpigmente auf verschiedene Wellenlängen an und sind wegen der verschiedenen Orientierungsrichtung ihrer Membransysteme für verschiedene Schwingungsebenen des polarisierten Lichtes maximal empfindlich (Fig. 76c'). Appositionsaugen finden sich z.B. bei Bienen und Heuschrecken.



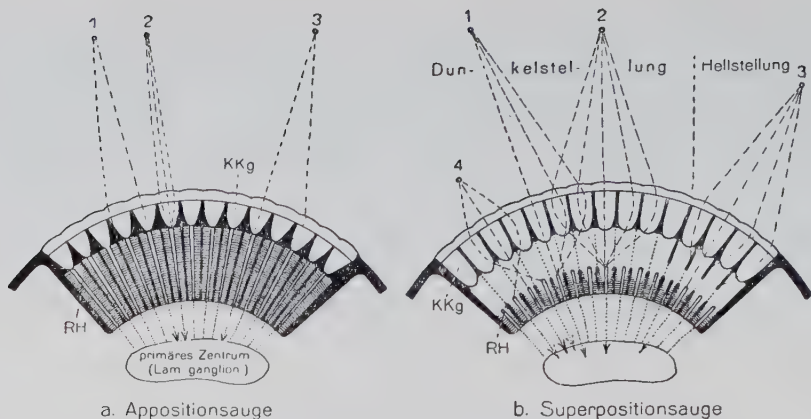


Fig. 75: Schemata des Strahlengangs im Appositionsauge und Superpositionsauge. (Nach Weber). KKg = Kristallkegel, RH = Rhabdom.

1–4 sind Punkte, von denen Lichtstrahlen ausgehen. Im Appositionsauge gelangt nur ein schmales Strahlenbündel jeweils zu einem Rhabdom, jeder Lichtpunkt reizt nur eine Retinula. Beim Superpositionsauge gestattet in Dunkelstellung der pigmentfreie mittlere Augenbezirk eine Vereinigung zahlreicher, mehrere Kegel durchsetzender, von einem Punkt ausgehender Strahlen auf einem Rhabdom, also eine Superposition vieler Bildchen. Auf sehr nahe Entfernung ist hier die Vereinigung der Bildchen auf einem Rhabdom unmöglich (4).

b) Beim **optischen Superpositionsauge** dagegen (Fig. 75b), das rein nur als eukones oder pseudokones Auge vorkommt, sind die mittleren Bezirke der Ommatidien nicht voneinander isoliert, die Spitzen der Rhabdome, die wie beim Appositionsauge gebaut sind, erreichen bei weitem nicht die Spitzen der Kristallkegel, deren Pigmentmantel eine weite basale Öffnung hat. Die besonderen lichtbrechenden Eigenschaften der Kegel gestatten eine Beugung schräg einfallender Lichtstrahlen nach benachbarten Rhabdomen hin. Es entsteht so ein «superponiertes», lichtstarkes, dafür allerdings weniger scharfes Bild (Fig. 75b), da durch Lichtstreuung und Abbildungsfehler starke Überlappung der Sehfelder eintritt. Solche Augen finden sich vorwiegend bei in lichtschwacher Umgebung aktiven Insekten (Sphingidae, Leuchtkäfer und andere Dämmerungsflyer).

c) Beim **neuronalen Superpositionsauge** der Dipteren sind die Rhabdomere eines Ommatidiums voneinander getrennt (Fig. 76b), bilden also ein unfusioniertes Rhabdom. Außerdem divergieren die optischen Achsen der einzelnen Sehzellen etwas, nur die Rhabdomere der Sehzellen 7 und 8 sind hintereinander in «Tandem»-Anordnung geschaltet (Fig. 76c). Dadurch wird von jeder Sehzelle ein anderer Blickpunkt abgetastet. Der von ihm ausgehende Lichtstrahl wird von jeder Sehzelle in einen Impuls umgewandelt und abgeleitet, nur die Sehzellen 7 und 8 bilden eine Einheit. Von den Rhabdomeren eines unfusionierten Rhabdoms werden also 7 verschiedene Punkte erfaßt. Die Achsen der Rhabdomeren sind so orientiert, daß immer je eine Rhabdomere von 7 benachbarten Ommatidien denselben Punkt abtastet (Fig. 76g). Die Nervenfortsätze der 6 peripheren Sehzellen dieser Siebenergruppe führen zu einem gemeinsamen Neurommatidium (Cartridge) im 1. optischen Ganglion, der Lamina ganglionaris (Fig. 74, Lg), wobei charakteristische Faserüberkreuzungen (Chiasma) entstehen. Dort werden die Erregungen vereinigt und auf sekundäre Neuronen synaptisch übertragen. Dieses Neurommatidium stellt hier also erst eine funktionelle Einheit dar, indem der vom gleichen Punkt ausgehende Reiz in 6facher Verstärkung eintrifft, was im optischen Superpositionsauge bereits im Ommatidium erfolgt. Die Nervenfortsätze der beiden zentralen Sehzellen 7 und 8 der Siebenergruppe dagegen durchlaufen die Lamina und werden erst im 2. optischen Ganglion, der Medulla (Fig. 74, Me), auf



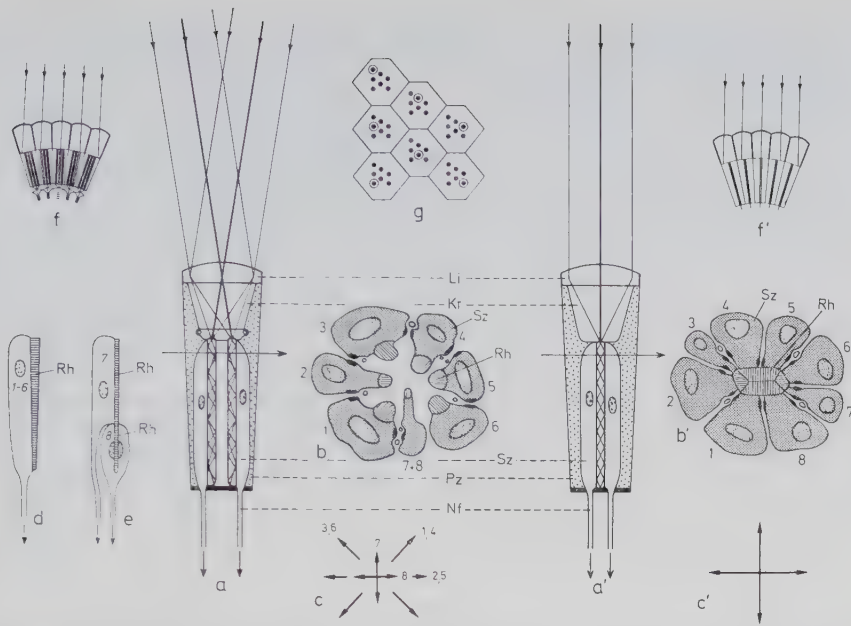


Fig. 76: Schematische Darstellung der Unterschiede zwischen einem neuralen Superpositionsauge mit unverschmolzenen Rhabdomeren (z.B. Stubenfliege) (a-g) und einem Appositionsauge mit verschmolzenem Rhabdom (z.B. Honigbiene) (a'-c', f'). (Nach KIRSCHFELD, b nach BOSCHKE, b' nach PERRELET und BAUMANN).

a, a' ein einzelnes Ommatidium aus einem Fazettenauge, bei a wird von jedem Rhabdomer ein anderer Punkt erfaßt, dick gezeichnet die beiden Strahlen, die die gezeichneten Rhabdomere treffen, bei a' wird vom Rhabdom nur ein Punkt erfaßt.

b, b' Querschnitt durch die Retinula an der in a und a' durch den Pfeil gekennzeichneten Stelle.

Durch die Schraffur und c, c' wird die Richtung der Mikrovilli in den Rhabdomeren angedeutet, die zugleich die Schwingungsrichtungen des polarisierten Lichtes zeigen, wofür die betreffenden Sehzellen maximal empfindlich sind.

d Schema einer Sehzelle 1-6 in Seitenansicht, e Anordnung der Sehzellen 7 und 8 hintereinander.

f, f' Schema zur Verdeutlichung der Wahrnehmung eines Punktes durch verschiedene Ommatidien eines Fazettenauges. Bei f' wird derselbe Punkt nur von einem einzigen Ommatidium wahrgenommen, bei f von je einem Rhabdomer in 7 benachbarten Ommatidien, was in g dadurch veranschaulicht wird, daß in jeder hexagonalen Cornealinse eines Ommatidiums die 7 dazugehörigen Rhabdomeren in ihrer typischen Lage eingetragen und durch einen Kreis jeweils die Rhabdomeren gekennzeichnet sind, die den gleichen Punkt der Umwelt wahrnehmen.

Kr = Kristallkegel, Li = Cornea-Linse, Nf = Nervenfaser, Pz = Pigmentzellen, Sz = Sehzelle. 1-8 Nummer der Sehzellen.

sekundäre Neuronen synaptisch umgeschaltet. Nach diesen an der Stubenfliege durchgeführten Untersuchungen besitzt das neuronale Superpositionsauge zwei Systeme von Sehzellen. Die Sehzellen 1-6 sind (ähnlich wie die Stäbchen im menschlichen Auge) zum Sehen bei schwacher Beleuchtung, die Sehzellen 7 und 8 aber zum Sehen feinerer Umweltstrukturen und außerdem wahrscheinlich auch zum Erkennen polarisierten Lichtes befähigt (Fig. 76c).

Die **Leistungsfähigkeit des Komplexauges** ist bei den einzelnen, anatomisch unterscheidbaren Augentypen ungleich und kann unter verschiedenen Umständen auch beim gleichen Auge wechseln:

Das optische Superpositionsauge ist ein Dunkelauge, das bei Dämmerungs- und Wassertieren häufig vorkommt. Es kann durch **Adaptation**, d.h. durch Wanderung von Pigment in den Nebenpigmentzellen in ein Hellauge, d.h. ein schärfer zeichnendes, allerdings unvollkommenes Appositionsauge verwandelt werden (Fig. 75 b, rechts, Fig. 74, 11), ebenso wie das typische Appositionsauge durch Pigmentwanderung in den Seh- und Nebenpigmentzellen dunkeladaptiert, d.h. in ein – ebenfalls unvollkommenes – Superpositionsauge verwandelt werden kann. Neben dieser Pigmentwanderung gibt es im akonen Appositionsauge des Rückenschwimmers *Notonecta* eine andere, retinomotorische Licht: Die axialen, pigmentfreien Teile der Sehzellen verlängern sich, schieben sich zwischen die Kristallzellen hinein, erweitern dabei die Lochblende und machen das Auge lichtstärker.

Das **örtliche Auflösungsvermögen** (Sehschärfe) hängt unter gleichen Umständen von der Zahl der auf einen bestimmten Winkelraum fallenden Ommatidien ab, also von der Größe der Einzelaugen im Verhältnis zum ganzen Auge. Engwinklige, flache Augen sind in dieser Hinsicht gleich großen gewölbten, weitwinkligen Augen überlegen, doch haben diese dafür ein größeres Gesichtsfeld. Die Sehschärfe erreicht auch bei den bezüglich des Auflösungsvermögens den Superpositionsaugen überlegenen, wenn auch lichtschwächeren Appositionsaugen höchstens  $\frac{1}{80}$  der Sehschärfe des menschlichen Auges (Fig. 77). Verschiedene Augenteile können in dieser Hinsicht ungleich sein, in der Regel läßt sich ein zentraler, engwinkliger Teil mit besonderer Sehschärfe als Fixierbereich von den weitwinkligeren Randzonen unterscheiden, in extremen Fällen kommt es zur Differenzierung von regelrechten Doppelaugen mit ganz verschieden gestalteten und leistungsfähigen Ommatidienfeldern (Beispiel Fig. 177, S. 311).

Dem geringen örtlichen Auflösungsvermögen der Komplexaugen, das durch hohe Leistungen anderer Sinnesorgane ausgeglichen zu werden pflegt, steht bei den schnellen Fliegern unter den Insekten ein hohes **zeitliches Auflösungsvermögen** gegenüber: sie verfügen über eine Registriergeschwindigkeit, die der des menschlichen Auges um das zehnfache überlegen sein kann. Diese geringe Trägheit ihrer Augen rührt von deren Fähigkeit her, die maximale Erregbarkeit der Sehzellen auch nach intensiven Belichtungen in wenigen Millisekunden durch eine rapide Restitution der Sebstoffe auf photophysikalischem Weg wiederherzustellen, und erlaubt nicht nur ein besonders ausgeprägtes Bewegungssehen, das dem Komplexauge überhaupt, seiner Konstruktion und seinen Integrationsfähigkeiten entsprechend, zukommt, sondern auch ein besonders gutes Sehen aus der schnellen Flugbewegung heraus, das sich bis zur Wahrnehmung und Unterscheidung kilometerweit am Horizont auftauchender Hügel-, Wald- oder Baumumrisse steigern kann (*Melolontha*).



Fig. 77: Vergleich der Sehschärfe des Auges des Menschen (a) mit der eines Appositions- auges (b). (Nach UEXKÜLL und KRISZAT 1934).

Im übrigen allerdings sind die Komplexaugen zur scharfen Formenunterscheidung nur in der Nähe befähigt, und dasselbe gilt von der **Entfernungslokalisation**, die nur (als binokulare E. ohne Akkomodation) soweit möglich ist, wie sich die Gesichtsfelder beider Augen überschneiden, und sich daher mit dem Grad der Vorwölbung und der Ausdehnung der Augen nach der Mittellinie hin steigert.

Die ohnehin bedeutendere **Lichtstärke** der Superpositionsaugen wird vielfach durch ein Retina-(Tracheen-)tapetum (TrT, Fig. 74, 11-14) noch erhöht d.h. durch Tracheen, die zwischen die Retinulae eindringen und Licht reflektieren, das die Sehzellen schon durchsetzt hat und sie nun nochmals reizen kann. Dieses Tapetum ist die Ursache des Augenleuchtens z.B. der Nachtfalter, während das aus hellfarbigem, in den Hauptpigmentzellen enthaltenem Pigment bestehende Iristapetum bei Sonnentieren Überlichtung verhindert.

Die zuerst beim Molukkenkrebs *Limulus* entdeckte Fähigkeit des Arthropodenauges, die **Schwingungsrichtung** linear polarisierten Lichtes wahrzunehmen, ist auch bei *Apis* bei *Calliphora*, bei Tenthredinidenlarven und Schmetterlingsraupen nachgewiesen, deren Stemmata die größte Ähnlichkeit mit Ommatidien haben. Diese Fähigkeit, die eine Orientierung nach dem polarisierten blauen Himmelslicht gestattet, beruht auf der verschiedenen Orientierungsrichtung der Membransysteme der Rhabdomeren, die je einen Analysator für polarisiertes Licht darstellen und nur auf Licht einer bestimmten Schwingungsrichtung maximal ansprechen.

**Farbensinn**, d.h. Unterscheidung von Licht verschiedener Wellenlänge, ist, als Leistung des ganzen Auges, mit den verschiedensten Methoden, vom Grauleiterdressurversuch bis zur elektrophysiologischen Messung von Belichtungspotentialen, bei den meisten untersuchten Insekten nachgewiesen. Bei den einzelnen Arten ungleich ist der sichtbare Bereich des Spektrums, der z.B. bei *Apis* von 650 nm (unser Orange) bis etwa 300 nm, also weit ins Ultraviolett, reicht, und die Zahl der innerhalb dieses Bereichs unterschiedenen Farbqualitäten (bei *Apis* 4: Gelb, Blaugrün, Blau und Ultraviolett). Die Biene ist demnach, im Gegensatz zu den Tagfaltern, rotblind und fliegt rein rote Blumen nur an, wenn sie, wie z.B. die Blüten des Katschmohns, ultraviolette Strahlen reflektieren. Die weißen Blüten, die das Ultraviolett des Sonnenlichts absorbieren, zeigen ihr die Komplementärfarbe des Ultraviolett, Blaugrün; purpurrote Blüten erscheinen ihr blau. Die wenigen Insektenarten, die heute noch als farbenblind gelten (*Carausius morosus*, einige Käferarten und etliche andere) sollten mit veränderter Versuchstechnik neu untersucht werden, denn die Farbenunterscheidung kann unter verschiedenen Umständen sehr ungleich ausfallen: vom Licht angezogene, sonst farhentüchtige Insekten machen meist keinen Unterschied zwischen verschiedenfarbigen Lichtern, reflektierte Spektralfarben können anders wirken als Pigmentfarben, die angeborenen, z.B. auch die optomotorischen Reaktionen brauchen den Ergebnissen von Dressuren auf Farben nicht zu entsprechen, und bei ein und demselben Tier kann in verschiedenen Funktionskreisen der Farbensinn in ganz ungleichem Grade hervortreten – das ♂ des Samtfalters *Hipparchia semele* z.B. reagiert beim Blütenbesuch voll farhentüchtig, wie ein total Farbenblinder hingegen beim Brunstflug, bei dem das Männchen des Kaisermantels *Argynnis paphia* die normale Farhentüchtigkeit zeigt.

Möglicherweise erklären sich solche Verschiedenheiten daraus, daß die einzelnen Sinneselemente des Auges für sich allein überhaupt kein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Wellenlängen haben, sondern daß die Farbenunterscheidung ein Integrationseffekt ist, hervorgebracht durch das Zusammenwirken von zwei oder mehr Sinneszellen eines Ommatidiums oder von mehreren Ommatidien und je nach den inneren Bedingungen (verschiedene Schaltung, verschiedene zentrale Stimmung) ungleich ausfallend.

Was die **Leistungen der Einzelaugen** betrifft, so dienen die Ozellen anscheinend lediglich als Stimulatoren für gewisse von den Komplexaugen abhängige Bewegungsreaktionen; jedenfalls vermag bei ihnen die Retina das Bild, das die Cornealinse entwirft, nicht auszunützen. Die larvalen Stemmata dagegen wirken ähnlich wie die Ommatidien von Komplexaugen und erlauben, zumal wenn sie in Gruppen zusammenstehen und nach verschiedenen Richtungen orientiert sind, mindestens ein Richtungs- und Bewegungssehen und in der Regel auch eine Entfernungslokalisation (zur Analysatorwirkung, s. oben).



### 1.8.3. Das Nervensystem im engeren Sinn

Die Anlagen der Ganglien des zentralen Nervensystems, die, wie auf S. 194 geschildert wird, zunächst dem Ektoderm des Keimstreifs als paarige, segmental angeordnete Zellmassen anliegen, bilden zwischen sich Längsverbindungen, die **Konnektive**, und Querbrücken, die **Kommissuren**, aus, die in der Hauptsache aus Nervenfortsätzen bestehen, und formen so, indem sie sich vom Ektoderm abheben, schließlich eine strickleiterförmige Ganglienkette. Die vordersten Ganglienpaare des Kopfes vereinigen sich dorsal vom Vorderdarm zum Cerebralganglion oder Gehirn, die hinteren Kopfganglienpaare und die ganze Rumpfganglienkette durchziehen als ventral gelegenes eigentliches Bauchmark die Leibeshöhle. Das Gehirn sowohl wie die Bauchganglien entsenden Nerven an die Sinnesorgane und Effektoren; der Darm und andere innere Organe werden vom sympathischen Nervensystem innerviert.

1.8.3.1. Die **Bauchganglienkette** (Fig. 78) beginnt mit den drei getrennt angelegten hinteren Kopfganglien, die, zum Maxillen-, Mandibel- und Labialsegment gehörig, stets zu einer Ganglienmasse, dem Subösophageal-(Unterschlund-) Ganglion verschmelzen. Die ursprüngliche Gliederung erkennt man aber nicht nur an der Entwicklung, sondern auch am inneren Bau und den abgehenden Nerven, die die Gliedmaßen der genannten drei Segmente motorisch und sensorisch innervieren (Fig. 79) und außerdem den Speichelgang und die Halsregion (Labialsegment) versorgen.

Von den segmental angeordneten **Rumpfganglien** kommt beim Grundtyp je ein Paar auf die Thorax- und wenigstens die ersten sieben Abdominalsegmente. Die weiter hinten angelegten Ganglien verschmelzen miteinander zu einer im 8. Segment gelegenen Ganglienmasse, die die hinteren Körpersegmente mit Nerven versorgt (VIII Gff).

Bei abgeleiteten Formen kommt es sehr häufig zu einer viel weitergehenden Verwachsung (Konzentration) der hinteren Abdominalganglien; auch das 3. thorakale Ganglion kann mit den hinter und vor ihm gelegenen Ganglien verschmelzen usw.

Die Thorakalganglien entsenden wenigstens je ein Paar von Beinnerven (BN), ferner gewöhnlich (einen oder) zwei Stammnerven, deren Zweige auch an die basalen Beinglieder herangehen und die im übrigen die Segmentwand und ihre Muskeln sensorisch und motorisch innervieren. Dazu kommt im Meso- und Metathorax je ein sensorischer Flügelnerf (FN). In den Abdominalganglien fällt der Beinnerv fort, zwei Stammnerven sind hier die Regel, dazu können (wie im Thorax) Konnektivnerven (KN) kommen.

1.8.3.2. Das **Cerebralganglion** (Cer, Gehirn, Supraösophagealganglion, Fig. 78, 79) besteht aus drei äußerlich nur undeutlich unterscheidbaren Abschnitten, dem mächtigen Protocerebrum, das die Ozellen innerviert und die Zentren der Komplexaugen, die umfangreichen Lobi optici, bildet, dem weit kleineren Deutocerebrum (Deut), von dem die Antennennerven entspringen und das mit dem Protocerebrum eine gemeinsame Kommissur oberhalb des Vorderdarms bildet, und schließlich aus dem Tritocerebrum (Trit), dessen Kommissur (3. K) unterhalb des Darms läuft und von dem die Konnektive entspringen, die, links und rechts am Darm vorbeigehend, das Gehirn mit dem Unterschlundganglion verbinden (Schlundkonnektive). Zur Morphologie des Gehirns s. S. 52–53 u. Fig. 34.



Was die **topographische Anatomie des Gehirns** anlangt, so besteht das **Protocerebrum** aus zwei mächtigen Ganglienmassen, den Hemisphären, die vorn und ventral Vorwölbungen, die Protocerebrallobi (PrL) bilden und seitlich in die Lobi optici auslaufen (Fig. 74, 79). Die letzteren bestehen aus je drei Faser-massen von Glomerulistruktur, die untereinander durch gekreuzte Faserzüge, das äußere und das innere Chiasma ( $Ch_{1,2}$ ), verbunden sind uns als **Lamina ganglionaris** (Lg), **Medulla externa** und **interna** (Me, i) bezeichnet werden. Von den beiden Medullen gehen lange Faserzüge zum gegenüberliegenden **Lobus opticus**; sie bilden die **Sehkommissur** (SK), die als **Kommissur des Archicerebrums** betrachtet werden kann. Im mittleren Teil des Protocerebrums liegen zwei unpaare Faser-massen von Glomerulistruktur, die die beiden Protocerebrallobi verbinden,

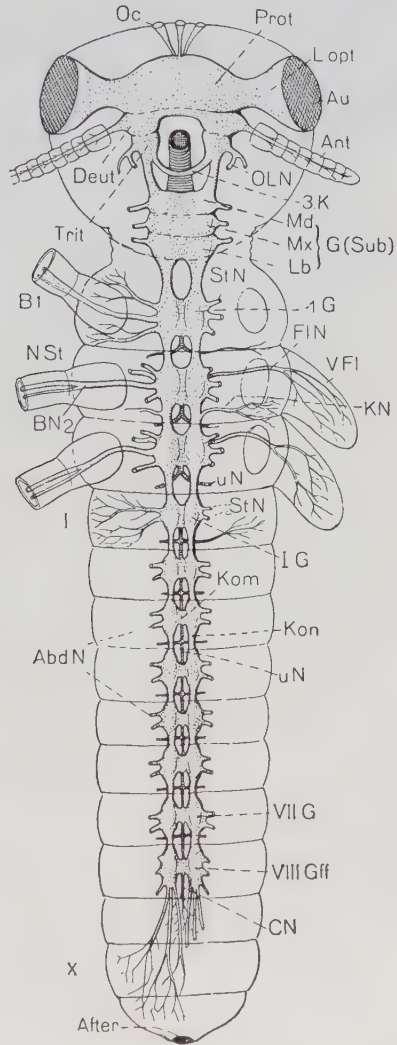


Fig. 78: **Grundplan des Nervensystems, Ventralansicht**, in den Körperruß eingetragen. Die peripheren Nerven sind nur teilweise mit ihren Verzweigungen eingetragen. Mund und Vorderdarm angedeutet.

AbdN = abdominale Nerven, Ant = Antenne, Au = Komplexauge, B = Vorderbein, CN = caudaler sympathischer Nerv, Deut = Deutocerebrum, FlN = Flügelnerv, G = Ganglien-paar, 3.K = Tritocerebralkommissur, KN = Konnektivnerv, LbG = Labialganglion, Lopt = Lobus opticus, Md, MxG = mandibulares und maxillares Ganglion, Oc = Ozellen, OLN = Labialnerv, Prot = Protocerebrum, StN = Stammnerv, Sub = Subösophageal-ganglion, Trit = Tritocerebrum, uN = un-paarer Nerv, VFI = Vorderflügel, 1, 2, 3 = thorakale, I-X = abdominale Segmente.

die Protocerebralbrücke (PrB) und der Zentralkörper (ZK). Davor liegt das Wurzelgebiet der Ozellen, links und rechts davon und etwas weiter dorsal liegen die Pilzkörper (PK, Corpora pedunculata), die ebenfalls Glomerulstruktur haben und aus je einem Stiel bestehen, der vorn ein becher- oder plattenförmiges Gebilde (Calix, zwei auch jederseits kommen vor, sehr selten drei) trägt, hinten nach der Mittelebene umbiegt und die Balken bildet (Ba). An der Biegungsstelle entspringt der frontalwärts gerichtete rückläufige Stiel (rSt). Die schon auf S. 54 (Fig. 34) als Proso-cerebralkommissur, d.h. als Kommissur eines präantennalen Segments angesprochene 1. Kommissur (1. K) verbindet zwei Fasermassen, die Ventralkörper (VK). All den genannten Fasermassen entsprechen Ganglienzellschichten, die z.T. ausgesprochen Globulistruktur haben und durchweg aus den Zellkörpern assoziativer Neuronen bestehen.

Das Protocerebrum ist also ein reines Assoziationszentrum; die Pilzkörper im besonderen sind zweifellos der Sitz der höchsten Funktionen des Nervensystems, sie sind bei Formen mit sehr verwickeltem Verhalten und bedeutender Lernfähigkeit am besten entwickelt. Die Impulse, die das Protocerebrum aussendet, gelangen zu den Nerven der Bauchganglien-keite durch Nervenfortsätze, die das Deuto- und Tritocerebrum durchsetzen.

Das **Deutocerebrum** hat darüber hinaus als Ursprungsort des oft von der Wurzel an in einen motorischen (m) und einen sensorischen (s) Teil zerlegten Antennen-nerven und damit als Zentrum für die Antennenfunktion große Bedeutung. In ihm liegen die vordersten motorischen Neurone, seine durch die Deutocerebralkommissur (2. K) verbundenen Fasermassen haben Verbindungen mit den verschiedenen Teilen des Protocerebrums und mit weiter rückwärts gelegenen Teilen, sie enthalten meist zahlreiche Glomeruli. Das **Tritocerebrum** hat selbständige Bedeutung lediglich als Ursprungsort der Frontalkonnektive und Labralnerven (s. unten).

1.8.3.3. Das **Viszeralnervensystem** (sympathische System) besteht aus den folgenden, voneinander unabhängigen Teilen:

a) Der unpaare Nerv (Fig. 78, uN) zieht sich im typischen Fall (Odonaten) im Abdomen zwischen den Konnektiven von einem Ganglienpaar zum andern und entsendet nach den Seiten je einen Zweig, der die Stigmen motorisch innerviert. Im Thorax fehlt die Verbindung mit dem folgenden Ganglienpaar; am letzten Abdominalganglion bildet der unpaare Nerv das caudale sympathische System, das die Geschlechtsorgane und den hinteren Darmabschnitt innerviert. Zur Innervierung des Herzens s. S. 156.

b) Die Nervenversorgung des vorderen Darmabschnitts und der Mundgegend übernimmt das stomatogastrische System (Fig. 79, 80), das für sich aus dem Ektoderm des Stomadaeums entsteht. Es ist mit dem Gehirn durch ein Paar von Frontalkonnektiven (FrK) verbunden, die am Tritocerebrum entspringen und je einen Labralnerven (OLN) abgeben, der an das Clypeolabrum, seine Muskeln und das epipharyngeale Geschmacksorgan herangeht. Die Frontalkonnektive vereinigen sich in dem unpaaren, dorsal an der Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx gelegenen Frontalganglion (FG), von dem aus ein unpaarer Nervus connectivus zur Stirnfläche des Protocerebrums, ein meist unpaarer Nervus procurrens nach vorn zu den Cibarialmuskeln und ein unpaarer Nervus recurrens nach rückwärts bis zu dem ebenfalls unpaaren Hypocerebral- oder Occipitalganglion zieht. Von hier aus gehen in der Regel wieder zwei Nerven am Ösophagus entlang nach rückwärts, um in paarigen Ventricularganglien (G. vent) zu enden. Die genannten Ganglien entsenden an die Darmwand motorische und sensorische Fasern.



Ao = Aorta, Ba = Baiken, C all = Corpus allatum, C car = Corpus cardiacum, Ch<sub>1,2</sub> = äußeres, inneres Chiasma, Cib = Cibarium, Deut = Deutocerebrum, ep SO = epipharyngeales Sinnesorgan, Fr G, Fr K = Frontalganglion, -konnektiv, G vent = Ventrikularganglion, Hyp = Hypocerebralganglion, hyp SO = hypopharyngeales Sinnesorgan, 1., 2., 3. K = Kommissuren s. Text, Lb = Labium, Lg = Lamina ganglionaris, m = motorischer Ast des Antennennervs, M = Mund, Md = Mandibel, Mx = Maxille, N = Nerv, N Ant = Antennennerv, N ca = Nerven des C. car (die medialen Nerven können sich im Innern des Gehirns überkreuzen), N con = Konnektivnerv, N proc = Nervus procurrens (innerviert die Cibarialmuskeln), N rec = Nervus recurrens, ns Zl, m = laterale und mediale Gruppe neurosekretorischer Zellen, durch Nca mit dem C car verbunden, Oc = Ocellus, OL N = Labralnerv, PK = Pilzkörper, PrB = Protocerebralbrücke, PrL = Protocerebrallobus, r St = rückläufiger Stiel, s = sensorischer Ast des N. Ant, SK = Sehkommissur, Stom = Stomodaeum, Sub = Subösophagealganglion, Trit = Tritocerebrum, Tt = Tentorium, Vk = Ventralkörper, ZK = Zentralkörper.



### 1.8.4. Das endokrine System

Inkretbildner finden sich als neurosekretorische Zellen innerhalb und als rein endokrine Zellen in selbständigen Drüsenorganen außerhalb des zentralen Nervensystems sowie als Zellen kombinierter, z.T. unsicherer Funktion (Pericardzellen S. 165) in den Geweben der Leibeshöhle. Sie zeigen fast durchweg deutliche zyklische, mit dem Häutungsrythmus und anderen Aktivitätsphasen des Organismus gekoppelte Veränderungen ihres Umfangs und ihrer Zellstruktur (Sekretionszyklus) und greifen mit den produzierten, antagonistisch oder gleichsinnig wirkenden Hormonen als Auslöser in das Entwicklungsgeschehen der postembryonalen und der Reifezeit (S. 249) und in den Stoffwechsel ein.

1.8.4.1. Die neurosekretorischen Zellen (Fig. 79, ns Zm) sind bei den Insekten die übergeordneten Zentren des Hormonsystems. Sie sind Neurone, die Sekrete in Form von Granula oder Flüssigkeit bilden und nach anfänglicher Speicherung im Zellkörper und Axon meistens auf einen nervösen Reiz hin über das Axon abgeben, um dann wieder neue zu produzieren. Diese Hormonausschüttung kann (bei in Gruppen zusammengefaßten Zellen) synchron oder asynchron erfolgen. Die neurosekretorischen Zellen, wovon man nach ihrer Größe, ihrer Färbbarkeit sowie nach Form, Größe und Verteilung ihrer Sekretgranula verschiedene Typen unterscheiden kann, liegen in der Ganglienschicht verschiedener Abschnitte des Zentralnervensystems, besonders im Gehirn, Frontalganglion, Unterschlundganglion und Bauchmark. Am bekanntesten sind die neurosekretorischen Zellen, die mit großer Regelmäßigkeit in der Pars intercerebralis des Protocerebrums der Insekten allerdings in stark wechselnder Zahl (z.B. *Schistocerca gregaria* 2000, *Periplaneta americana* 90–100, *Ephestia kuehniella* 14–16) liegen. Gewöhnlich (z.B. bei Heuschrecken, Schaben, *Hyalophora*) bilden sie auf jeder Seite eine laterale und mediale Gruppe. Man kennt jetzt einige Neurohormone mit verschiedenartigen Funktionen. Sie steuern z.B. Häutungen (Aktivationshormon, S. 249), Sklerotisierung (Bursicon, S. 232), Herzschlag (Neurohormon D), Exkretion, Wasserhaushalt, physiologischen Farbwechsel (Neurohormone C<sub>1</sub> und D<sub>1</sub>, S. 446), Eintritt in die Eidiapause (bei *Bombyx mori*) und Reifung der Gonaden (Gonadotropin, S. 253). Sie werden von den neurosekretorischen Zellen unmittelbar aus dem Zellkörper oder seinen Fortsätzen (z.B. interzellulär zwischen die Neurone der Bauchganglienkette, woraus sie weiter in das Mixocöl gelangen) oder über die Axone in besondere, dem Mixocöl unmittelbar anliegende Speicherorgane (Neurohämалorgane) abgegeben, die ihren Inhalt zeitweilig in die Hämolymphe ausschütten.

1.8.4.2. Die bekanntesten Neurohämалorgane sind die Corpora cardiaca (Fig. 80, C. car), die meistens am offenen Vorderende der Aorta liegen und sich mit dem Hypocerebralganglion aus dem Ektoderm des Stomodäums entwickelt haben. Fast immer sind sie paarig, selten sekundär durch mediane Verwachsung unpaar oder mit dem Hypocerebralganglion verwachsen, womit sie immer in Nervenverbindung stehen, ebenso wie durch die lateralen und medialen Nervi corporis cardiaci mit den neurosekretorischen Zellen im Protocerebrum. Dabei überkreuzen sich die Axone der medialen Gruppe der neurosekretorischen Zellen auf der Mittellinie des Gehirns und ziehen im medialen Nerv zum Corpus cardiacum der gegenüberliegenden Seite, während die Axone der lateralen Zellengruppe ohne vorherige Überkreuzung im lateralen Nerv zum Corpus cardiacum derselben Seite laufen (Fig. 146). In den angeschwollenen Enden dieser Nerven kann das Neurohormon der neurosekretorischen Zellen des Protocerebrums nachgewiesen werden, wofür



die Corpora cardiaca in erster Linie ein Speicherorgan darstellen. Wie aber ihr histologischer Aufbau zeigt, woran sich neben Bindegewebezellen (auch als Glia gedeutet) und wenigen Ganglienzellen große Zellen mit teils mehr, teils weniger färbbaren Einschlüssen beteiligen, erzeugen sie selbst wenigstens noch ein eigenes Sekret.

Als weitere Neurohämorgane sind die Anschwellungen anzusehen, die am Ende der Axone neurosekretorischer Zellen gebildet werden und aus denen Neurohormone in die umgebende Hämolymphe abgegeben werden. Sie finden sich an vielen Stellen und sind erst bei wenigen Insekten untersucht worden. Hierher gehören z.B. Anschwellungen im Verlauf des Nervus connectivus (Fig. 79b, N.con), die zu neurosekretorischen Zellen der Bauchganglienkeite gehören, ähnliche Anschwellungen unmittelbar unter der Neurallamelle der Abdominalnerven (bei *Rhodnius prolixus*), deren neurosekretorische Zellen im Mesothoraxganglion liegen und sehr wahrscheinlich ein diuretisches Neurohormon ausschütten, kleine Bläschen in den neurosekretorischen Axionen des Herznervens (bei *Periplaneta americana*), die häufig mit Herzmuskeln Synapsen bilden, weshalb vermutet wird, daß hier die Neurosekrete als Neurotransmitter wirken.

1.8.4.3. Neuroendokrine Hormondrüsen sind Hormondrüsen, die neben der Produktion ihres eigenen Hormons noch zusätzlich Neurosekret speichern. Dazu gehören die Corpora allata (Fig. 79 und 80, C. all), die meistens paarig, oft auch (bei Copeognathen, Heteropteren, Dipteren) zu einem unpaaren Organ miteinander verschmolzen, hinter den Corpora cardiaca liegen, mit denen sie durch je einen Nervus allatum verbunden sind, der ihnen das Neurosekret zuführt. Sie entstehen beim Embryo aus dem Ektoderm an der Grenze zwischen Mandibel- und Maxillarsegment (Fig. 80a, C.all.e), bei abgeleiteten Formen wohl auch aus dem Mesoderm der Ventralseite (*Sitophilus* ?). Sie rücken bei den Pterygoten später dorsalwärts (Pfeil in Fig. 80a). Bei primitiven Formen (z.B. Phasmida) behalten sie die ursprüngliche Blasenform und die Fähigkeit bei, Kutikularsubstanz nach innen abzuscheiden. In der Regel sind sie kompakt und meist ellipsoid oder rundlich. Sie werden von einem peritonealen Bindegewebe umgeben und enthalten neben undifferenzierten Elementen vakuolenhaltige Drüsenzellen mit azidophilen Einschlüssen, deren Gehalt entsprechend den Aktivitätsphasen des Insekts starken Schwankungen unterworfen ist (s. S. 254). Die Corpora allata wachsen in den ersten Larvenstadien stark heran, in den späteren Stadien aber viel langsamer, weshalb ihr Volumen im Verhältnis zur Körpergröße immer kleiner wird und so ein Maß für die Hormonbildung darstellt (s. S. 253). Ihre Hauptaufgabe ist die Ausschüttung des Juvenilhormons (s. S. 252), das eine wichtige Rolle bei der Steuerung von Häutung und Metamorphose spielt. Außerdem sind sie aber auch sehr wahrscheinlich an der Regulierung von Protein-, Kohlenhydrat- und Fettstoffwechsel, Farbwechsel und Geschlechtfunktionen (gonadotropes Hormon, S. 253, und Verhaltensweise vor und nach der Begattung), vielleicht auch noch an der Osmoseregulation (bei Bienen) beteiligt.

Während die bisher besprochenen endokrinen Organe durch Nervenstränge miteinander verbunden sind, und so ein zusammenhängendes System bilden, gibt es bei den Insekten noch davon morphologisch vollständig unabhängige

1.8.4.4. Hormondrüsen, worauf die Neurosekrete nur über die Hämolymphe wirken können. Dazu gehören

a) die paarigen, rundlichen, nur bei Hemimetabolen nachgewiesenen ventralen Kopfdrüsen (Zervikaldrüsen, Ventraldrüsen, Fig. 80a, b, vDr), die hinter den

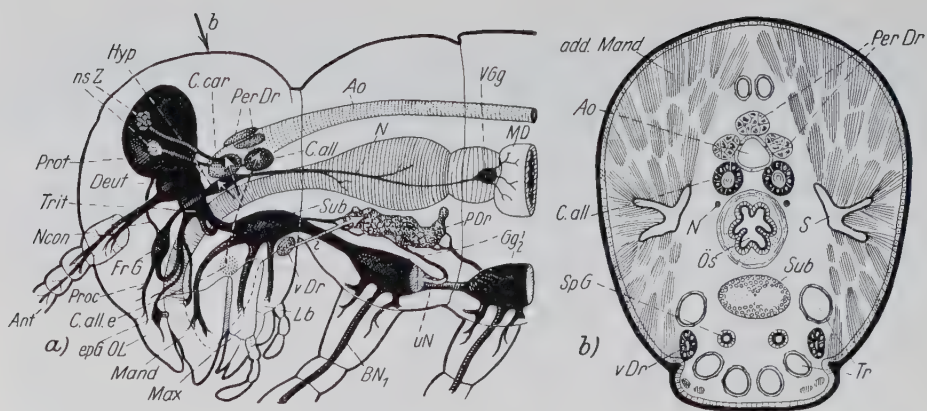


Fig. 80: a) Seitenansicht des Vorderendes einer Pterygotenlarve mit Nervensystem (schwarz, vgl. Fig. 79) und allen bisher nachgewiesenen Inkretdrüsen, deren ontogenetische Herkunft durch Pfeile mit hellen Spitzen angedeutet ist. (Nach WEBER verändert. b) Schematischer, nach Abbildungen PFLUGFELDERS entworfener Schnitt, in Richtung des Pfeils b in a durch einen larvalen Hemimetabolenkopf geführt.

add Mand = Mandibeladduktor, Ant = Antenne, Ao = Aorta, BN<sub>1</sub> = Vorderbeinnerv, C all = Corpus allatum. C all e = embryonales Corpus allatum (an der gleichen Stelle bei Thysanurenimagines nachgewiesen, n. CHAUDONNERET), C car = Corpus cardiacum, Deut = Deutocerebrum, ep G = epipharyngeales Ganglion, die epiph. Sinnesorgane versorgend, Fr G = Frontalganglion, Gg<sub>1</sub>, Gg<sub>2</sub> = pro- und mesothorakales Ganglion, Hyp = Hypocerebralganglion, Lb = Labium, Mand = Mandibel, Max = Maxille, MD = Mitteldarm, N = paariger Teil des Recurrens (Ventricularnerv), N con = Nervus connectivus (unpaar), ns Z = neurosekretorische Zellen des Gehirns (vgl. Fig. 67), Os = Ösophagus, OL = Labrum, PDr = Prothorakaldrüsen (nach rückwärts verlagerte v Dr?), Per Dr = Pericardialdrüsen, Proc = Nervus procurrens, Prot = Protocerebrum, S = Sehne des add. Mand, SpG = Speichelgang, Sub = Subösophagealganglion, Tr = Tracheen, Trit = Tritocerebrum, u N = unpaarer Nerv, v Dr = Ventraldrüse des Kopfs, VGg = Ventrikularganglion.

Corpora allata am Labialsegment entstehen und diese Lage auch während der ganzen Larvenzeit beibehalten, um bei der Imago zu atrophieren, und

b) die ihnen wahrscheinlich metamere homologen Prothorakaldrüsen (Prothoraxdrüsen) (Fig. 80a, PDr) bei Saltatoria, Blattopteriformia, Heteroptera und Holometabola. Sie liegen primär als paarige, gelappte Massen ventral bis ventrolateral Tracheen des Prothorax an und werden z.B. bei den Raupen in der aus Fig. 80a ersichtlichen Weise innerviert. Bei den Imagines atrophieren auch sie. Da sowohl die ventralen Kopfdrüsen als auch die Prothoraxdrüsen das Häutungshormon Ecdysone ausscheiden, werden sie auch zusammenfassend mit dem neutralen Namen Ventraldrüsen bezeichnet.

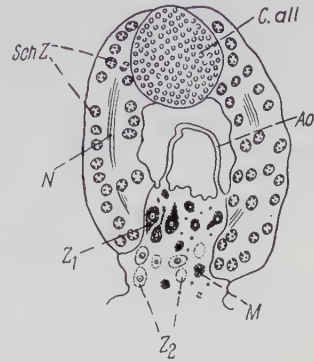
Bei den Phasmida liegt ein Teil der ventralen Kopfdrüsen im Thorax am Kopfende der Aorta, weshalb er als Pericarddrüsen bezeichnet wird (Fig. 80, Per Dr). Auch sie verschwinden nach der Imaginalhäutung. Nur bei den Zygentoma (*Lepisma*, *Thermobia*), die sich auch noch im adulten Stadium regelmäßig häuten, bleiben die Ventraldrüsen während des ganzen Lebens aktiv. Bei den Dipterenlarven sind die Prothorakaldrüsen weiter dorsal verlagert und stehen bei den Nematocera immer mit einer Trachee in Verbindung, weshalb sie auch hier bisweilen als Peritrachealdrüsen bezeichnet werden. Bei den Larven der Cyclorrhaphen gliedern sie sich als Schenkelzellen (Fig. 81, SchZ) seitlich in die Ring-

drüse (Weismannscher Ring) ein, die dorsal das unpaare Corpus allatum, ventral die meist vollkommen miteinander verschmolzenen Corpora cardiaca enthält und sich um die Aorta herumlegt. Wenn dann die Schenkelzellen bei der Imago atrophieren, werden die übrigen Bestandteile deutlich unterscheidbar und die dünnen Nervenverbindungen zwischen Corpus allatum und Corpora cardiaca bloßgelegt.

c) Zyklische Veränderungen, die auf eine innersekretorische, mit dem Häutungsrythmus zusammenhängende Tätigkeit schließen lassen, zeigen auch die Pericardzellen (s. S. 165), die aber außerdem auch andere Aufgaben haben (s. S. 165). Sie dürfen nicht verwechselt werden mit den oben genannten Pericarddrüsen der Phasmida.

Beispiele für die Zusammenarbeit der Hormone siehe S. 253.

Fig. 81: Schnitt durch die Ringdrüse einer 3 Tage alten Puppe von *Eristalomyia tenax*. (Nach CAZAL vereinfacht.) Ao = Aortenwand, C. all = Corpus allatum, M = histolytische Makrozyten, N = Nervenverbindung zwischen C. all. und Corpus cardiacum, SchZ = Schenkelzellen (Prothorakaldrüse), Z<sub>1</sub>, Z<sub>2</sub> = chromophile und chromophobe Zellen im Corpus cardiacum.



### 1.8.5. Das Verhalten

Bezeichnet man als Verhalten die Gesamtheit der objektiv feststellbaren Tätigkeiten der Effektoren, so erfaßt man damit nicht nur die auf Muskelkontraktionen beruhenden Bewegungserscheinungen, die die wesentlichsten Komponenten der meisten Verhaltensweisen einschließlich der Tonerzeugung bilden, sondern auch die Tätigkeit der Drüsen einschließlich der Aussendung von anlockenden oder abstoßenden Düften, sowie die Ausstrahlung von Licht durch die Leuchtorgane. Es wird somit von vornherein klar, daß die ausführenden Organe nicht allein ihrem Träger selbst dienstbar zu sein brauchen, sondern daß sie auch als Reizsender auf die Empfänger anderer, gleich- oder fremdartiger Individuen einwirken und deren Verhalten mitbestimmen können. Beispiele dafür bilden die Lasiocampiden-♂♂, die von den Sexualduftstoffen des ♀ aus weiter Entfernung angelockt werden, die Bienen, die an bestimmten Bewegungsfolgen (Tänzen) erfolgreich heimgekehrter Sammelbienen die Richtung und Entfernung der Trachtquelle ablesen (S. 146), und schließlich die Nachtfalter (Noctuiden, Geometriden u.a.), welche die von Fledermäusen erzeugten Ultraschallwellen mit Flucht oder, namentlich wenn sie Verbergtracht (S. 511) tragen, mit Akinese (S. 140) beantworten. Das Verhalten der Insekten, das mithin auch eine soziale Seite hat und überhaupt auch vom ökologischen Standpunkt aus betrachtet werden kann (S. 145), wird auf artspezifische Weise im Raum und in der Zeit gesteuert und koordiniert durch das Nervensystem mit Einschluß der Sinnesorgane (S. 103) und hängt außerdem mindestens hinsichtlich seiner ontogenetischen Entwicklung unmittelbar, auf dem Umweg über das Nervensystem, vom inkretorischen System ab (s. S. 143).



Man würde dem Verhalten der Insekten nicht gerecht, wenn man es lediglich als eine Summe von starren, kreisprozeßhaften, beliebig wiederholbaren Reaktionen auffaßte, wie das von den Anhängern der Tropismenlehre auch noch nach deren Hochblüte versucht worden ist:

1.8.5.1. Das Verhalten ist **nicht einfach summenhaft zu erfassen**, es hat den gleichen komplexen, systemhaften Charakter wie das vom Zentralnervensystem (ZNS) entsandte dynamische System von Impulsen, das ihm zugrunde liegt (S. 103). Selbst ganz einfache Verhaltenskomponenten wie die Schreitrhythmen (Gangarten) sind in sich regulierbar, d.h. ihre Koordination ist nicht festgefügt, sondern sie pendelt schon beim normalen Tier um einen Mittelzustand herum, und nach Beinamputationen ändert sich dieses Ordnungsgleichgewicht in gesetzmäßiger Weise so, daß eine neu koordinierte leistungsfähige Bewegungsabfolge zustande kommt. Dabei können Beine, die zuvor synchron bewegt wurden, miteinander alternieren und umgekehrt. Der **Systemcharakter** des Verhaltens ergibt sich noch deutlicher aus der Tatsache, daß mit der veränderten Bewegungskoordination vielfach auch eine Änderung der Körperhaltung eintritt (Tonus S. 139, s. auch S. 108).

1.8.5.2. Das Verhalten ist **nicht einfach aus Reizreaktionen zusammengesetzt**; selbst bei so einfachen Handlungsfolgen wie den Schreitbewegungen spielen endogene Faktoren nicht nur in dem Sinn mit, daß Ruhe (Immobilisation) und Aktivität unter anderem von inneren, auf das ZNS einwirkenden Zuständen (Hunger, Sättigung, O<sub>2</sub>-Mangel usw.) abhängen, sondern auch derart, daß autonome, vom ZNS ausgehende Rhythmen (zentrale Automatismen) sich am Zustandekommen der Schreitrhythmen beteiligen. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Reizreaktionen in diesem oder in anderen Fällen nebensächlich seien, im Gegenteil, sie spielen im Verhalten gerade der Insekten eine sehr wichtige Rolle (s. Instinkthandlungen S. 144). Wohl aber soll vor der Überschätzung gewarnt sein, die ihnen früher hauptsächlich deswegen zuteil geworden ist, weil sie mit den älteren Methoden der physiologischen Analyse (s. S. 104) weit leichter erfaßbar sind als die autonomen Verhaltenskomponenten.

Dies gilt namentlich von denjenigen einfachen Reizreaktionen, die, als **Reflexe** bezeichnet, früher mit Vorliebe isoliert untersucht und dann so summiert gedacht wurden, daß ihre Summe das Verhalten zu ergeben schien und das Insekt als Reflexautomat «erklärt» werden konnte. Trotz dieser Übertreibungen hat der nervenphysiologische Begriff Reflex nach wie vor seinen guten Sinn: er knüpft die Tätigkeit eines Effektors an die Reizung eines Rezeptors, einer Sinneszelle, von der aus ein Reflexbogen über den sensorischen Fortsatz und über ein oder mehrere assoziative (Schalt-) Neurone zum effektorischen Neuron und von da zum Erfolgsorgan führt.

Die wichtigsten, nach den Untersuchungen über den Neuronenverlauf der Insekten bei diesen möglichen Reflexbögen zeigt Fig. 82 unter 1–6. Bei der ursprünglichsten, bei Anneliden nachgewiesenen, bei den Insekten wahrscheinlich fehlenden Form 1 ist kein assoziatives Neuron eingeschaltet. 2 ist ein ungekreuzter, 3 sind gekreuzte Reflexbogen, 1, 2 und 3 sind unisegmental, 4, 5 und 6 plurisegmental (sie können auch gekreuzt sein), 4 und 5 sind zusammengesetzt, da mehrere motorische Neurone von einer Sinneszelle abhängen (der umgekehrte Fall scheint häufiger zu sein), alle anderen sind einfach.

Zeigen die Fälle 4 und 5 schon, daß ein Reiz gleichzeitig mehrere Reaktionen veranlassen kann, so zieht in anderen Fällen eine Reaktion die andere nach sich, wobei die entstehende Reaktionsfolge mehr oder minder festgefügt sein kann.



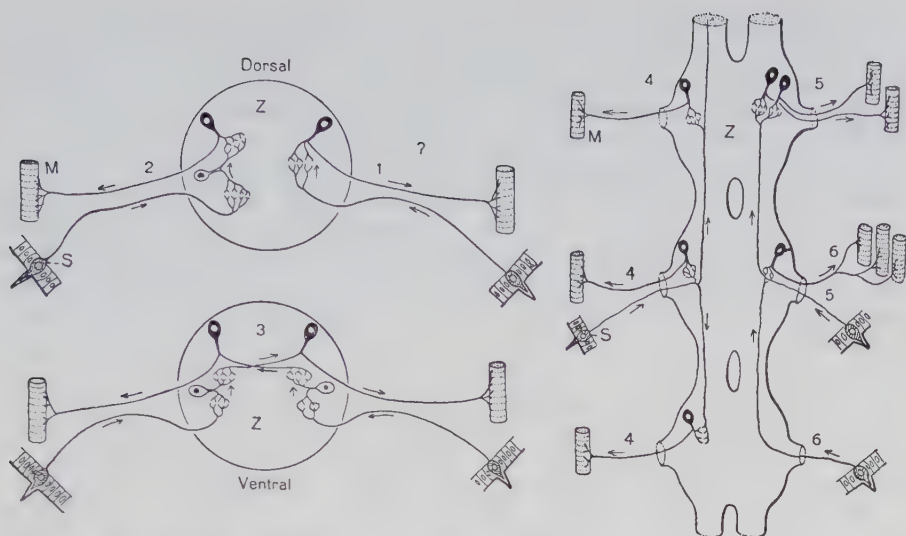


Fig. 82: Die wichtigsten Formen des Reflexbogens (1-6), an Querschnitten (links) und einer Dorsalansicht dreier Ganglienpaare des Bauchmarks (rechts) gezeigt. (Nach WEBER). Es sind nur Fälle eingetragen, die nach den vorliegenden Untersuchungen des Neuronenverlaufs möglich sind. Z = Zentralorgan, umfaßt den zentralen Teil des Reflexbogens, M = Muskelfaser (Effektor), S = Sinneszelle.

Bei der Schreitbewegung z.B. führt jede Einzelbewegung zur Reizung bestimmter propriozeptiver Organe (S. 118) und löst damit weitere Teilbewegungen aus. Daß es sich hier trotzdem nicht um festgefügte Reaktionsketten und überhaupt nicht um Reizreaktionen allein handelt, sondern daß Umkoordinationen durchaus möglich sind und daß zentralnervöse Automatismen mitspielen, wurde oben schon gezeigt. Noch freier kombinierte Reaktionsfolgen beherrschen die Umdrehbewegungen auf den Rücken gefallener Insekten (S. 139), fester aneinander gebundene Kettenreaktionen scheinen beim Flug am Werk zu sein, doch zeigen auch hier Ausschaltungsversuche, z.B. Halterenamputationen an Dipteren, die Eingliederung der Bewegungsabfolge in ein umfassenderes, von verschiedenen Sinnesorganen beeinflusstes und zentralnervös koordiniertes System.

1.8.5.3. Das Verhalten der Insekten ist nicht starr, sondern innerhalb bestimmter, artspezifischer Grenzen plastisch:

1.8.5.3.1. Selbst die oben aufgeführten Reaktionen, die noch in den Grenzen des alten Begriffs «Reflex» liegen, da sie auf ererbten Bahnen ablaufen, «angeboren» und insoweit stereotyp sind, brauchen nicht in allen Fällen auf den gleichen Reiz hin einzutreten, da sie auf verschiedene Weise gehemmt werden können.

Das Ausbleiben der erwarteten Reaktion kann auf Ermüdung beruhen oder auf einer echten Hemmung, die den Reiz wirkungslos verhallen läßt. Hemmungen werden bewirkt z.B. durch Reize, die andersartige oder antagonistische Reaktionen hervorrufen. Das erstere gilt etwa von der Flugbewegung, die meist gehemmt wird, wenn die Tarsensolehnen durch Berührung gereizt und wenn dadurch Klammerreflexe ausgelöst werden, der zweite Fall spielt bei den Gliedmaßenbewegungen eine wichtige Rolle. Sehr bedeutsam ist ferner die Hemmung durch übergeordnete Zentren. In der Regel wirkt bei Insekten wie bei vielen anderen Arthropoden als Hemmungszentrum das Protocerebrum, ihm entgegen arbeitet

das Subösophagealganglion als Erregungszentrum, es aktiviert die koordinierten Ortsbewegungen, indem es deren Reflexbögen Erregung zuführt. Wie Fig. 83 zeigt, wird das Ganze dadurch kompliziert, daß die Hemmungszentren des Gehirns ihre Wirkung auch übers Kreuz ausüben und daß der auch für die Ortsbewegung wichtige Tonus der Rumpf- und Beinmuskulatur (s. unten S. 139) von protocerebralen Zentren ausgeht, die ihrerseits wieder den Einflüssen der Hemmungszentren unterliegen.

Schwerer verständlich sind die Fälle der Hemmung bzw. Aktivierung von Reaktionen, die von einer **Umstimmung** des Nervensystems herrühren. In der Regel handelt es sich dabei offenbar um letztlich exogene Reizwirkungen, die unmittelbar oder mittelbar das ZNS und damit auch dessen Fähigkeit zur Impulserzeugung beeinflussen, indem sie Veränderungen im sensorischen Impulssystem, im ZNS selbst, in dem das ZNS umgebenden inneren Medium oder in anderen Organen herbeiführen.

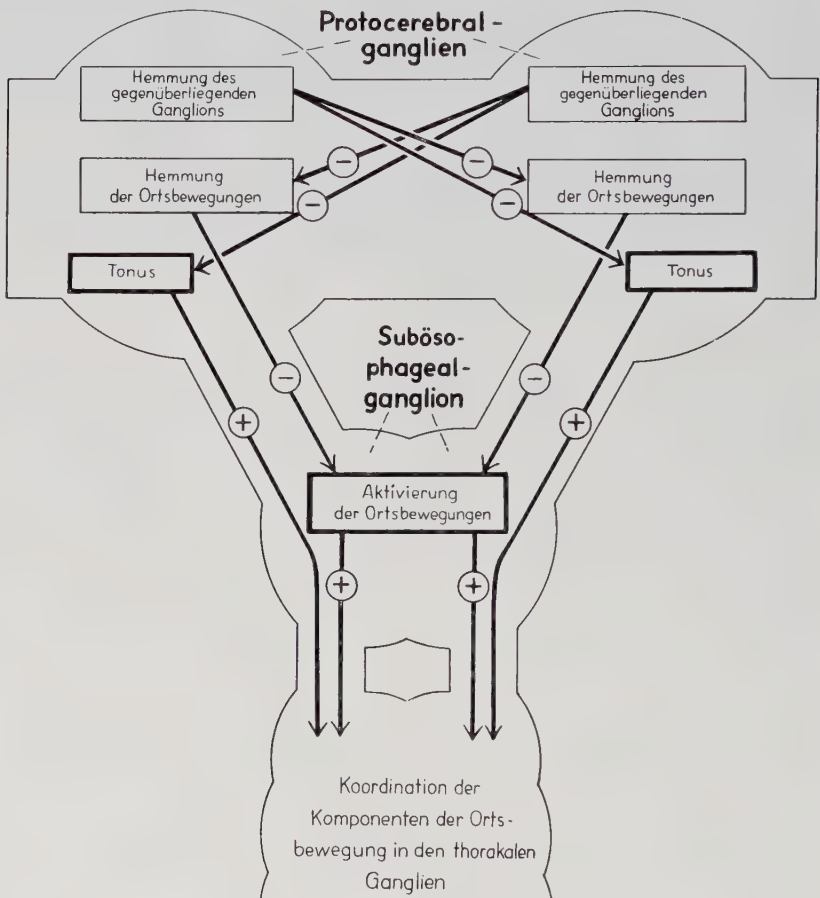


Fig. 83: Diagramm des Zusammenwirkens der Nervenzentren, die die Aktivität und den Tonus der lokomotorischen Muskeln regulieren. Der Einfluß der Sinnesorgane auf diese Zentren ist nicht berücksichtigt. Die Pfeile zeigen auf Zentren, die einer Wirkung unterliegen. + = Aktivierung, — = Hemmung. (Aus ROEDER, umgezeichnet).

Ein Beispiel für den ersten Fall liefern in Glasgefäßen eingeschlossene Taginsekten, die auch dann zum hellsten Licht streben, wenn sie das am natürlichen Aufenthaltsort nicht tun. Der zweite Fall ist bei den Umdrehbewegungen von Insekten zu beobachten, die viel schneller gehemmt werden, wenn das Versuchstier in der Rückenlage festgehalten, als wenn es nach jeder gelungenen Umdrehung wieder auf den Rücken gelegt wird. Beispiele für den dritten Fall sind auf S. 143 aufgeführt und können durch einen Hinweis auf die hormonalen Einflüsse noch vermehrt werden, denen das Verhalten unterliegt. Für den vierten Fall steht die Honigbiene ein, bei der die Flugrichtung vom Füllungszustand der Honigblase (Kropf) abhängt.

1.8.5.3.2. Noch deutlicher tritt die Plastizität des Verhaltens hervor, wenn man die **Lernhandlungen** betrachtet, die auf Gedächtnisleistungen beruhen und in deren Bereich die assoziativen Zentren, namentlich die Pilzkörper des Protocerebrums, ihr Haupttätigkeitsfeld haben:

Motorisches Lernen besteht darin, daß eine mehrmals nacheinander unter verschiedenen Möglichkeiten ausgewählte und geübte, «gebahnte» Bewegungsfolge, z.B. die Benützung der Flügel bei der Umdrehbewegung, auch in Zukunft bevorzugt wird. Handlungen dieser Art gehen aus mehr oder weniger frei kombinierten Reaktionsfolgen hervor. Die bedingten Reaktionen oder Assoziationshandlungen beruhen auf einfachen, angeborenen und an sich stereotypen, «unbedingten» Reaktionen (Reflexen), die mehrmals innerhalb einer bestimmten Reizkombination auftreten. Ein zunächst nur begleitender genügt dann später als repräsentativer Reiz, um für sich allein die gleiche Reaktion hervorzurufen. Der Zitronenfalter, der sofort nach dem Schlüpfen blaue Blüten anfliegt, zeigt eine unbedingte, eine Biene, die erst nach wiederholter Fütterung auf blauem Farbpapier blaue Flächen aufsucht, eine bedingte Reaktion. Reaktionsauswahl endlich beruht nicht auf angeborenen Reaktionen, sondern ist ein Ausprobieren von möglichen Reizantworten, deren Erfolg darüber entscheidet, welche der Antworten das nächste Mal in ähnlicher Lage ohne Probieren gegeben wird (Beispiele S. 141).

1.8.5.3.3. Das Gebiet der **Raumorientierung**, dem man sich am besten auf dem Weg über die Betrachtung der Körperhaltung einerseits, der Aktivität andererseits nähert, ist von größter Bedeutung für das Verständnis des Gesamtverhaltens: fast alle Verhaltensweisen, einschließlich der verwinkelten Bautätigkeiten, der Brutfürsorge, Brutpflege, der sozialen Verständigung usw. tragen eine Richtungskomponente in sich, und die Handlungen, bei denen das nicht der Fall ist (Putzbewegungen, Tonerzeugung, Drüsensekretion, Lichterzeugung), fügen sich stets in Handlungsfolgen ein, die größtenteils aus gerichteten Bewegungen bestehen.

Die Körperhaltung hängt von den Skelettmuskeln ab, die sich beim normalen Insekt stets in einem Zustand der Dauerkontraktion, des Tonus, befinden, der auch beim ruhenden Tier ein Zusammenknicken der Gliedmaßen und ein Verkanten des Körpers durch ungleiche Beinhaltung oder Verbiegung des Stammes verhindert und für die Aufrechterhaltung des Turgors der weichhäutigen Rumpfteile sorgt (s. Turgormuskeln S. 45).

Auf Grund zahlreicher Durchtrennungs- und Ausschaltungsversuche wird der Tonus auf die Tätigkeit eines in den Protocerebralganglien gelegenen Zentrenpaars zurückgeführt (Fig. 83). Nach Untersuchungen an Raupen ist indessen mit der Möglichkeit zu rechnen, daß mindestens bei weichhäutigen Larven das Gehirn nur der Zügelung, d.h. der Erhaltung des Rechts-Links-Gleichgewichts des Tonus dient, während dieser selbst von der Bauchganglienkette ausgeht und von hier aus auch gehemmt werden kann. So soll es sich erklären, daß einseitige Blendung oder Gehirnzerstörung zwar zu einer ungleichen Beinhaltung auf beiden Körperseiten und zu Verkrümmungen des Rumpfes führen, aber nach einiger Zeit ausgeglichen werden können. Die vieldeutigen Ergebnisse älterer und

neuerer Ausschaltungsversuche bedürfen indessen überhaupt einer sehr umsichtigen und kritischen Nachuntersuchung.

Die zur Prüfung der Leistungsfähigkeit der Augen vielfach verwendeten optomotorischen Reaktionen, die in Gestalt von kompensatorischen Kopf- oder Schreitbewegungen bei Insekten auftreten, die auf der Drehscheibe sitzend an einem ruhenden Streifenmuster vorbeibewegt oder in einer rotierenden, innen mit einem Streifenmuster versehenen Trommel freibeweglich aufgehängt werden, zeigen, ebenso wie die Folgen einseitiger Blendung, die hervorstechende Bedeutung optischer Reize für die Körperhaltung und die Ortsbewegungen. Die Bedeutung der Kopfhaltung und damit der kompensatorischen Kopfbewegungen für die Haltung des Rumpfes und die Flugbewegung geht aus der auf S. 118 gegebenen Schilderung der Leistungen der dynamischen Organe der Halsregion hervor.

Die normale Körperhaltung, die dem Insekt durch den Tonus aufgezwungen wird, ist eine stabile Gleichgewichtslage, die auch in der gewöhnlichen Schreitbewegung und im Flug, wo der Schwerpunkt tiefer liegt als die Flügelflächen, nur durch äußere Einwirkung ernstlich gefährdet wird.

Beim freien Fall gibt es besondere Reaktionsfolgen, welche die normale Lage wiederherstellen; auf den Rücken gefallene Insekten stellen die Normallage durch verschieden komplizierte, je nach der artspezifischen Ausbildung des Rumpfs und seiner Anhänge, aber auch nach den besonderen Umständen mehr oder weniger frei kombinierte Reaktionsfolgen wieder her. Auslösend wirkt dabei zunächst das Fehlen von Berührungsreizen an den Sohlenflächen der Beine und das Auftreten solcher Reize an anderen Körperstellen.

Daß die Aktivität, die Bewegungsfreudigkeit, ebenso wie ihr Gegenteil, die Immobilisation, keineswegs nur exogen ist, sondern weithin von inneren Zuständen und vielfach von endogenen oder primär exogenen, sekundär endogenen Rhythmen abhängt, wurde auf S. 137 schon angedeutet (s. auch S. 143). Aktivität kann, wenn sie sich als Ortsbewegung, als Kinese (Kinesis) äußert, auch in völlig reizfreier oder wenigstens reizgefälleloser Umgebung, zu anscheinend spontanen Suchbewegungen, zu Autokinesen führen, die gewöhnlich in unregelmäßigen, den Drehungssinn ab und zu wechselnden Spiralen verlaufen (Fig. 84).

Auf offenbar meist tonischen, stoffwechselschwachen, aber zuweilen auch auf tetanischen Dauerkontraktionen mehr oder weniger zahlreicher Rumpf- und Gliedmaßenmuskeln beruhen die Akinesen, die auch als reflektorische Starren, Katalepsien, Thanatosen (« Totstellen ») und Hypnosen bezeichnet bzw. unterschieden werden. Sie treten bei vielen Insekten, z.B. bei Phasmiden, Käfern, Geometridenraupen, u.a. auf verschiedene Reize, vorzüglich auf Berührungsreize hin ein und werden in der Regel als Mittel gedeutet, sich Feinden zu entziehen (S. 511). Physiologisch betrachtet gehen sie ohne scharfe Grenzen in diejenigen Immobilisationen über, die vielfach während der Nahrungsaufnahme (z.B. bei Blutsaugern) beobachtet werden können, sowie in die Schlafzustände, die oft als regelrechte Starren, je nach der Lebensweise des Insekts bei Tage oder bei Nacht, zuweilen deutlich auf Licht-, Schatten- oder Berührungsreize hin, öfters aber auch auf Grund innerer Rhythmen eintreten (S. 522).

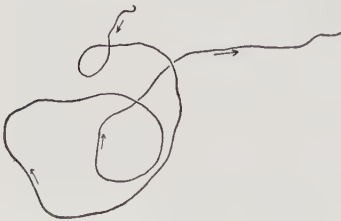


Fig. 84: Suchbewegungen: Kriechspur einer Larve von *Myrmeleon* im Dunkelraum. (Nach DOFLEIN aus WEBER).



Kinesen als Reaktionen auf äußere Reize treten in den verschiedensten Formen auf:

1. Als **Alarmreaktion** kann man es bezeichnen, wenn ruhende Tiere durch einen Reiz, z.B. durch Licht oder durch Anblasen, in Bewegungsunruhe versetzt werden und auf der Flucht erst einhalten, wenn der Reiz nicht mehr wirkt. Eine bestimmte Richtungskomponente hat diese Reaktion nicht, doch geht sie ohne scharfe Grenze in die **phobischen oder Schreckreaktionen** über (früher als Phobotaxis, neuerdings auch als Orthokinese bezeichnet). Das Tier, im Verlauf einer (Auto-)Kinesis in ein Reizgefälle gelangt, schrickt darin vor zu hoher und zu niedriger Reizquantität zurück und beruhigt sich erst in einer Vorzugszone, wie das Insekten im Temperaturgefälle zu tun pflegen (S. 117, 434). Dieser Reaktionsform wohnt eine Richtungskomponente inne, doch führt sie nur auf dem Weg über Versuch und Irrtum, also in der Regel nicht geradlinig zum Ziel. Eine Ausnahme macht die **Kliokinese**, für die das Reagieren der Larve der Schweißfliege *Calliphora vicina* auf Licht ein Beispiel liefert. Versuch und Irrtum bleiben hier nur dem Kopfende überlassen, das, lichtempfindlich, aber zur Wahrnehmung der Richtung des Lichteinfalls unfähig, bei der Fortbewegung hin und her schlägt und nach der wechselnden Lichtintensität einen im ganzen geradeaus führenden Weg von der Lichtquelle weg zu finden weiß.

2. Eine bei den Insekten weit häufiger verwirklichte Orientierungsform ist die topische Orientierung, bei der das ruhende Tier sich durch kompensatorische Wendebewegungen in einem Reizfeld in eine bestimmte Richtung einstellt. Beim Einsetzen der Fortbewegung oder während derselben wird daraus eine (Topo-)Taxis, eine sicher gerichtete Bewegung, die in der Regel geradlinig auf die Reizquelle zu oder von ihr weg führt (positive oder negative T.). Je nach der Art des Einstellmechanismus unterscheidet man folgende Sonderformen:

a) Tropotaxis (erregungssymmetrische Einstellung), Herstellung eines Reizgleichgewichts auf symmetrisch gelegenen Sinnesfeldern, so daß also z.B. beide Augen gleichmäßig von Lichtstrahlen getroffen werden. Sie kommt vor als Photo(tropo-)taxis (Lichtreize), Chemotaxis (Geruchsreize), Thigmotaxis (Berührungsreize), Rheotaxis (Strömungsreize), Geotaxis (Schwerereize) und Phonotaxis (Schallreize). Als einen Sonderfall dieser Verhaltensform kann man die Lichtückenreaktionen betrachten, die bei schwimmenden und fliegenden Insekten (z.B. *Sialis*-Junglarve, Libellen-Imago) nachgewiesen sind und dafür sorgen, daß die Rückenseite nach oben zeigt. Beleuchtung von unten führt Wendebewegungen herbei, ebenso wie einseitige Ausschaltung der Reizempfänger bei der gewöhnlichen Tropotaxis Kreisbewegungen verursacht.

b) Telotaxis (Ziel- oder Fixierbewegung) kommt nur als optische Reaktion vor und unterscheidet sich dadurch von der Phototropotaxis, daß sie auch durch einseitige Blendung nicht gestört wird. Sie besteht in einem Fixieren (Anzielen) des reizaussendenden Gegenstands, setzt also das Vorhandensein eines bevorzugten Fixierbereichs im Auge voraus (S. 126). Sie kommt beim Beutefang z.B. der Libellen, beim Anfliegen von Blüten (*Apis*, Schmetterlinge) und im Paarungsverhalten vieler Insekten vor.

c) Menotaxis (Kompaßbewegung), Festhalten einer zufälligen unsymmetrischen Reizverteilung auf der Gesamtsinnesfläche, kommt als Geo- und vor allem als Phototaxis vor. Beispiel: Orientierung nach dem Sonnenstand, das Tier hält einen bestimmten Winkel der Bewegungsrichtung zum Lichteinfall fest (Ameisen). Dies kann bei naher Lichtquelle im Sinne von Fig. 85 zu immer größerer Annäherung an jene führen. Das Hineinfliegen in die Flamme beruht wahrscheinlich auf einem anderen Mechanismus, an dem Lichtückenreaktionen beteiligt sein mögen.

Daß es sich bei den Taxien und den Orientierungsreaktionen überhaupt um Steuermechanismen handelt, die in die verschiedensten Verhaltensweisen eingegliedert sein können, zeigt nicht nur die Tatsache, daß Lernhandlungen wie z.B. die bedingten Reaktionen (Assoziationshandlungen) der Sammelbienen sehr häufig auf Telotaxien gegründet sind, sondern vor allem der früher viel gebrauchte Begriff

der «Mnemotaxis». Er bedeutet nichts anderes als Richtungseinstellung nach gedächtnismäßig festgehaltenen Eindrücken der Vergangenheit.

Ein einfaches Beispiel dafür bilden Ameisenarbeiter, die sich auf ihrem Weg zum Nest mnemotaktisch nach der Sonne orientieren und den einmal festgehaltenen Winkel zum Lichteinfall auch dann beibehalten, wenn sie unterwegs stundenlang durch Bedecken mit einem lichtdichten Gefäß festgehalten werden und danach, dem veränderten Sonnenstand zufolge, von der nach Hause führenden Richtung abweichen. Daß «Mnemotaxis» weithin mit «Reaktionsauswahl» zusammenfällt, zeigen die Wespen-, Hummeln- und Bienenarbeiterinnen, die auf vielverschlungenen «Orientierungsflügen» die Umgebung ihres Nests erkunden und hernach ohne Probieren nach erlernten Umgebungsmarken auch neue, kürzere Wege vom und zum Nest finden.

Beide Beispiele lehren, daß mit dem Begriff «Mnemotaxis» sehr heterogene Verhaltensformen zusammengefaßt werden, daß er daher aus dem oben aufgestellten System der Orientierungsweisen herausfällt und besser aufgegeben werden sollte.

Ob dem kürzlich gemachten Versuch, den Ausdruck «Taxis» allein für die reflexartigen, orientierenden Wendereaktionen zu gebrauchen, ein Dauererfolg beschieden sein wird, bleibt abzuwarten. Die Wendereaktionen werden dabei verschränkt gedacht mit einer Erbkoordination, einer sich selbst ordnenden, zentralnervös automatischen Bewegungsform, die zur Ortsbewegung führt; erst beide Komponenten zusammen ergeben die gerichtete Ortsbewegung. Der Deutungsversuch bietet den Vorteil, daß der Begriff «Taxis» auch auf die phobischen Reaktionen und die mnemotaktische Orientierungsweise anwendbar bleibt, er hat aber die Nachteile, daß er dem alten Ausdruck «Taxis» einen veränderten Sinn gibt und eine Arbeitshypothese zur Grundlage eines terminologischen und Begriffssystems macht.

1.8.5.3.4. Das Zusammenwirken von Erbkoordinationen und Reizreaktionen wird besonders deutlich, wenn man die bisher isoliert betrachteten Untereinheiten des Verhaltens im größeren Rahmen der **Instinkthandlungen** untersucht. Die Mechanismen, die diesen zugrunde liegen, sind «angeboren», sie liegen im Insekt bereit, um es zur richtigen Zeit zur Nahrungsquelle, zum Geschlechtspartner, zum Ort

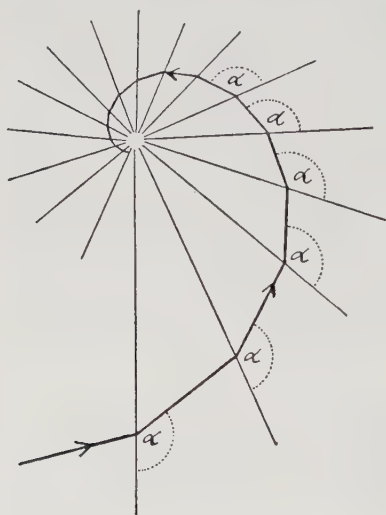


Fig. 85: Schema der Bahn einer Raupe, die die Winkelseinstellung zu einer nahen Lichtquelle festhält.  $\alpha$  = der konstante Winkel. (Nach v. BUDDENBROCK aus KÜHN).

der Eiablage, zum Schlafplatz oder zum Winterquartier zu führen und es zu den jeweils angemessenen, artspezifischen Handlungen zu veranlassen. Die Mechanismen beruhen auf ererbten zentralnervösen Automatismen (Erbkoordinationen) und sind insofern autonom. Sie hängen von inneren Bedingungen ab und werden durch Außenreize ausgelöst.

Die Außenreize wirken als Schlüsselreize auf eine von individueller Erfahrung unabhängige Prädisposition, die als angeborener auslösender Mechanismus (AAM, angeborenes Schema) bezeichnet wird. Die Schlüsselreize sind meist sehr einfach, viel einfacher als die Reizkombinationen, die bei Lernhandlungen als Auslöser auftreten können.

Der Brunstflug des ♂ von *Hipparchia semele* z.B. kann durch Attrappen von verschiedenster Größe, Farbe und Form ausgelöst werden, der bestmögliche Weibchenersatz ist ein schwarzes, möglichst nahes, in der Luft «flatternd» bewegtes Objekt. Beim Kaisermantel *Argynnis paphia* spielt in der gleichen Situation weder die Größe noch die Musterung oder Form der Attrappe eine Rolle, ausschlaggebend ist vielmehr ihre Farbe (Orange wird bevorzugt) und deren Darbietung im rhythmischen Wechsel mit Schwarz und im Verlauf einer Vorwärtsbewegung. Der Erfolg – Nachfliegen hinter der bewegten Attrappe – tritt in gleicher Weise ein, wenn man eine nach Schmetterlingsart flatternde, schmetterlingsförmige Attrappe oder eine rotierende Trommel mit orangeschwarzem Streifenmuster bietet.

Der angeborene auslösende Mechanismus sondert demnach aus einer dargebotenen Reizkombination wenige bestimmte Merkmale aus, deren Gesamtwirksamkeit davon abhängt, ob sie in richtiger Reihenfolge auftreten und insgesamt eine ausreichende Summe von Schlüsselreizquantitäten ausmachen. Quantitativ schwache Reize können dabei durch andere ersetzt oder aufsummiert werden.

Die inneren Bedingungen für das Zustandekommen der art eigenen Instinkthandlungen ändern sich im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung in ähnlicher Weise wie die Bedingungen für die Entwicklung der anatomischen Artmerkmale. Ihre Veränderungen sind in beiden Fällen weithin identisch mit den ontogenetischen Wandlungen der Tätigkeiten des endokrinen Systems.

Wenn die Spinnerraupe vor der Verpuppung zu fressen aufhört und in einer bestimmten Bewegungs- und Sekretionsfolge ihren Puppenkokon herzustellen beginnt, so geht diese Änderung des Verhaltens auf den Wechsel im Mischungsverhältnis der Larval- und Metamorphosehormone zurück, der auch die Puppenhäutung bewirkt (S. 253). Entsprechendes gilt offenbar auch für die Entwicklungserscheinungen der Reifeperiode: die Änderungen des Verhaltens, die bei Arbeitsbienen normalerweise im Laufe der ersten 30 Lebenstage eintreten, und die Arbeitsteilung im Stock ermöglichen, hängen offenbar mit Veränderungen im endokrinen System zusammen (S. 215, Fig. 146b) und gehen, wie Fig. 86 zeigt, Hand in Hand mit dem Einsetzen und Abflauen der Tätigkeit der für den Ammendienst bzw. den Wabenbau notwendigen Futtersaft- und Wachsdrüsen.

Hormonale Einflüsse spielen wahrscheinlich auch bei den Änderungen des inneren Zustands mit, die bei Individuen gleichen Alters ein Einklinken (Einstimmen) der Instinktmechanismen eines bestimmten Funktionskreises bewirken und damit andere ausschalten.

Wenn z.B. ein reifes ♂ ein Einklinken in den Geschlechtskreis erfährt, so beachtet es Schlüsselreize nicht, die bei hungrigen, in den Nahrungskreis eingeklinkten Tieren die Instinkthandlungen der Nahrungssuche und -aufnahme anlaufen lassen, und sucht statt dessen den Geschlechtspartner, der ihm die Schlüsselreize für das Paarungsverhalten

liefern kann. Das Einklinken in den Geschlechtskreis geschieht sicher vorwiegend endogen, der Hungerzustand dagegen ist zwar ebenfalls eine innere Bedingung, aber doch primär vorwiegend exogener Natur. (Zum Verhältnis der exo- und endogenen Faktoren s. S. 103, zu den Möglichkeiten der Einwirkung innerer Bedingungen bei Umstimmungen s. S. 138/139.)

Ist die Einklinkung in einen bestimmten Funktionskreis vollzogen und bleiben die adäquaten Schlüsselreize aus, so können die zugehörigen Instinkthandlungen im Leerlauf erfolgen und damit ihre autonome Komponente besonders unwiderleglich aufzeigen.

Die Instinkthandlungen sind also zentral vorgebildet und daher in ihrem Verlauf weithin starr. Reaktionen sind sie nur insofern, als im Normalfall bestimmte Außenreize den Block lösen müssen, der die zentral aufgestauten Impulse an beliebiger Entladung in unzeitige und daher biologisch sinnlose Effektozentätigkeit hindert. Der Anteil der Reaktionen am Gesamtverhalten wird indessen durch die Einschaltung der Orientierungsmechanismen in das Instinktverhalten erhöht, und die Eingliederung der Lernhandlungen in die instinkt gelenkten Handlungsfolgen, z.B. in die Trachtsuche der Honigbiene, lockert die Starre, die das Vorwiegen der Instinkthandlungen dem Verhalten gerade der Insekten aufprägt, in einem mit der Organisationshöhe steigenden Grad. Den Höhepunkt plastischen Verhaltens bilden die sozialen Hymenopteren, an ihnen läßt sich auch der Systemcharakter des Gesamtverhaltens besonders überzeugend aufweisen:

Die in Fig. 86 zusammengestellten Erscheinungen treten im normalen Bienenvolk fristgerecht auf, sind aber weder irreversibel noch überhaupt regulationsunfähig: Trennt man die Jung- und Altbienen eines Bienenvolks, so hat das Jungvolk keine Trachtbienen;

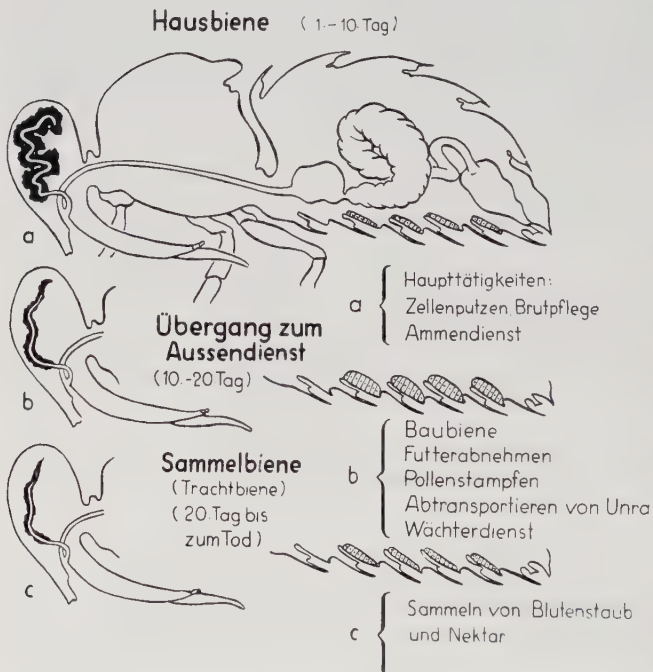


Fig. 86: Die Lebensabschnitte der Arbeiterinnen von *Apis mellifica*. Nach v. FRISCH). a) Biene im 1. Lebensabschnitt, Futtersaftdrüse (schwarz, im Kopf) auf der Höhe der Entwicklung. b) im 2. Lebensabschnitt, Wachsdrüsen (auf der Bauchseite des Abdomens) auf der Höhe der Entwicklung. c) im 3. Lebensabschnitt, Futtersaft- und Wachsdrüsen rückgebildet.



an ihre Stelle treten aber bald jugendliche Arbeitsbienen, deren voll entwickelte Futter-saftdrüsen unter den neuen Bedingungen schnell verkümmern. Umgekehrt bleiben die Drüsen beim Altvolk, dem es an Brutammen fehlt, weit über die übliche Zeit hinaus in Tätigkeit, und bei Mangel an Baubienen können Trachtbienen ihre bereits rückgebildeten Wachsdrüsen wieder in Tätigkeit setzen und zum Wabenbau im Stock bleiben.

Die Regulation bleibt hier also nicht einmal im Rahmen der Organisation des Individuums, sondern vollzieht sich auch auf der höheren Ebene der Staatsorganisation und umfaßt anatomisch-funktionelle sowohl wie Verhaltensänderungen.

1.8.5.4. Aus dem Vorstehenden **darf nicht geschlossen werden, daß das Verhalten aus beliebig wiederholbaren Kreisprozessen besteht.** Es ist, gleichgültig ob man seine autonome oder seine reaktive Komponente betrachtet, nicht nur artspezifisch, sondern auch personenspezifisch, d.h. spezifisch für jedes bestimmte Individuum, das seine selbst gemachten Erfahrungen in das Verhaltensmuster der Art eingehen läßt. In welchem Grade das möglich ist, das hängt allerdings wieder von ererbten Eigentümlichkeiten der Art oder Rasse (S. 260) ab.

Zusammenfassend wird man sagen dürfen: Jede Art oder Rasse hat ihre eigene ererbte **Aktionsbasis**, die sich im Lauf der ontogenetischen Entwicklung entfaltet, dabei der Modifikation unterliegt und im jeweiligen Entfaltungszustand die Grundlage für das Verhalten des entsprechenden Entwicklungsstadiums bildet. Zu den modifizierenden Einflüssen gehören auch die selbst erworbenen Erfahrungen, und insofern ist jede entwickelte Aktionsbasis eine individuumspezifische («historische») Aktionsbasis. In ihrem Gefüge sind sowohl die Potenzen zu spontanen Handlungen enthalten, wie auch die Potenzen zu Reaktionen auf Außenfaktoren, deren Manifestierung von den wirklich auftretenden Außenreizkombinationen und von der artspezifischen **Reaktionsnorm** abhängt, die als Filter wirkt und nur adäquate Reize durchläßt. Das spontane Handeln ist insofern autonom, als es von äußeren Reizen primär unabhängig ist, aber es ist abhängig von Wandlungen des inneren Zustands (Hunger, O<sub>2</sub>-Mangel, Hormonverteilung usw.), die ihrerseits wieder mehr oder weniger exogenen Charakter tragen können.

Betrachtet man den ganzen Komplex des Verhaltens auf diese Weise, so wird die Parallele zu der ontogenetischen Entwicklung deutlich, ja es wird klar, daß das Verhalten nichts anderes ist als ein Ausschnitt aus der Ontogenese (s. S. 260) und daß z.B. «Reaktionsnorm» im obigen Sinn nur ein Ausläufer der Reaktionsnorm im üblichen, genetisch-entwicklungsphysiologischen Sinn des Wortes ist (s. auch S. 428). Die Verhaltensweisen laufen mit derselben Zielsicherheit ab wie die Entwicklungsvorgänge, sie sind weder leichter noch schwerer verständlich als diese und können wie sie innerhalb der ererbten Reaktionsnorm durch die Umweltbedingungen, denen das Einzeltier begegnet, modifiziert und im Versuch (Fig. 85) oder durch unnatürliche Freilandbedingungen fehlgeleitet werden, sind aber innerhalb der normalen, adäquaten Umgebungskonstellation lebens- oder wenigstens arterhaltend, also zweckmäßig.

Ein volles biologisches Verständnis des Verhaltens läßt sich daher nur erzielen, wenn man die Gesamtheit der Handlungen auf den ganzen, in seiner arteigenen Umgebung als Population (S. 513) lebenden, sich entwickelnden und fortpflanzenden Organismus bezogen sieht. Zwei Beispiele mögen diese Feststellung illustrieren:

1.8.5.5. Eine **Orientierung in der Zeit** ist bei staatenbildenden Hymenopteren, besonders bei *Apis* nachgewiesen: Füttert man Bienen täglich an einem bestimmten Platz zu einer bestimmten Uhrzeit und läßt dann das Futterschälchen am gleichen Ort leer stehen, so

kommen noch nach Tagen Scharen von Bienen pünktlich zur Fütterungszeit an das leere Schälchen. So suchten auch auf eine bestimmte Futterzeit in Paris dressierte Bienen, die zwischen zwei Aktivitätsperioden nach New York gebracht worden waren, auch dort genau 24 Stunden nach der Fütterung in Paris ihren Futterplatz wieder auf, obwohl dieses nach der Sonnenzeit gerechnet 5 Stunden zu früh war. Sie ließen sich durch den Ortswechsel in keiner Weise in ihrem Zeitgedächtnis beeinflussen. Daraus geht hervor, daß dieses also unabhängig von Sonnenstand, Erdumdrehung und Hunger, aber gebunden an den 24-Stunden-Rhythmus ist. Dressuren auf andere Zeitabstände gelingen nicht. Der biologische Sinn dieser Erscheinung, deren physiologisches Zustandekommen noch ungeklärt ist, besteht darin, daß die Nektarabsonderung der meisten Blüten nur zu bestimmten, für die einzelnen Pflanzenarten verschiedenen Tageszeiten groß genug ist, um den Blütenbesuch zu lohnen. Da Sammelbienen tagelang nur eine Blütenart beflogen, also blütenstet sind, würde ein Ausfliegen zu jeder Tageszeit müßige Kraftverschwendung und unnötige Gefährdung der Sammlerinnen bedeuten, und so bleiben denn auch die Sammelbienen zu anderen als den reiche Tracht versprechenden Tagesstunden im Stock, selbst Kundschaftsflüge einzelner Bienen unterbleiben, solange die Blütentracht streng zeitgebunden ist.

1.8.5.6. Der Erfolg der zu anderen Zeiten stattfindenden Kundschaftertätigkeit hängt davon ab, ob die Kundschafterin ein **Mitteilungsvermögen** besitzt, d.h. ob sie die im Stock verbliebenen Sammelbienen über aufgefundene ergiebige Trachtquellen informieren kann. Gegenseitige Verständigung durch Reizaussendung findet sich allgemein bei Insekten, wenigstens im Geschlechtsleben und bei der Brutpflege. Bewegungen, die gesehen oder erstastet, Berührungen, die gefühlt werden können, ausgesandte Duftstoffe (S. 270), Töne (S. 80) oder Lichtsignale (S. 165) spielen dabei die Rolle der Reize, die Reaktionen hervorrufen, wie sie im Vorstehenden geschildert wurden. Die Honigbiene hat, ohne daß die angewandten Mittel andersartig wären, nicht nur ein indikatives, sondern auch ein deskriptives Mitteilungsvermögen: Richtung und Entfernung ergiebiger Trachtquellen (Nektar oder Pollen) werden von den Stockgenossen an den spezifischen Bewegungen, den «Tänzen» heimgekehrter Kundschafterinnen «abgelesen»; bei nahegelegener Trachtquelle (unter 100 m Entfernung) werden Rundtänze, bei weiter entfernter werden Schwänzeltänze mit um so geringerer Geschwindigkeit ausgeführt, je weiter die Trachtquelle entfernt ist. Die Richtung des Wegs zur Trachtquelle wird nach dem Sonnenstand derart angezeigt, daß beim Tanz auf den senkrecht hängenden Waben im dunklen Stock die Achsenrichtung des Schwänzeltanzes in einen dem Winkel zu den Sonnenstrahlen entsprechenden Winkel zur Schwerkraft eingestellt wird usw. Die Blütenart wird durch den der Kundschafterin anhaftenden Nektar- bzw. Pollenduft angezeigt.

Unter natürlichen Verhältnissen, in der adäquaten, nicht durch experimentierende Zoologen veränderten Umwelt des Bienenvolks führen die «Mitteilungen» die durch die Tänze alarmierten Sammelbienen sicher zur Trachtquelle, helfen die Blütenstetigkeit wahren und tragen, zusammen mit dem Zeitsinn, dazu bei, die jeweils ergiebigsten Trachtquellen auszuschöpfen und gleichzeitig unnötige Kraftverschwendung zu vermeiden.

## 1.9. Das Tracheensystem

Die Atmungsorgane der Insekten bestehen aus röhrenförmigen Tracheen, die durch Atemöffnungen, die Stigmen, nach außen münden und zuweilen stellenweise zu Luftsäcken (Tracheenblasen) erweitert sind. Nach innen verästeln sie sich immer feiner, um schließlich an den inneren Organen (mit Einschluß der Haut) zu enden, denen sie den notwendigen Sauerstoff in Gasform zuführen und die sie gleichzeitig in ihrer Lage halten helfen (Fig. 22c).

## 1.9.1. Der Bau und die Entwicklung des Tracheensystems

1.9.1.1. Die **Stigmen** (Spiracula) sind im einfachsten Fall offene Mündungen, die unmittelbar in eine Trachee führen (Fig. 87a). Diese primäre Öffnung, der Stigmenmund (M), wird aber fast stets durch die Ausbildung eines Vorhofs versenkt und durch besondere Vorrichtungen verschließbar.

1.9.1.1.1. Die typischen **Verschlussvorrichtungen** bestehen aus den elastischen Lippen des gewöhnlich spaltförmigen Stigmenmunds, die aneinander passen und durch einen Schließmuskel (Fig. 87c, Mu) oder durch einen Öffner- und einen Schließmuskel bewegt werden. Im ersten Fall wirkt dem Schließmuskel, der häufig an einem hebelartigen Fortsatz der einen Lippe, dem Verschlusshebel (H) angreift, die eigene Elastizität der Lippen entgegen, in beiden Fällen arbeitet die ganze Vorrichtung meist wie ein Quetschhahn, der den schmalen Hals der Stigmentrachee (Tr) zusammendrückt.

1.9.1.1.2. Der **Vorhof** (Atrium, Atr) ist eine Einsenkung der Körperdecke, die entweder zu klappenartigen Fortsetzungen der Lippen des Stigmenmunds ausgestaltet und dann durch die oben genannten Muskeln beweglich ist (Fig. 87b, häufig bei Thorakalstigmen) oder feste Wände hat. Im letzten Fall enthält er oft eine Staub abhaltende Reuse (R), die aus unechten Haarbildungen seiner Wand besteht (Fig. 87c); zuweilen wird seine Ver-

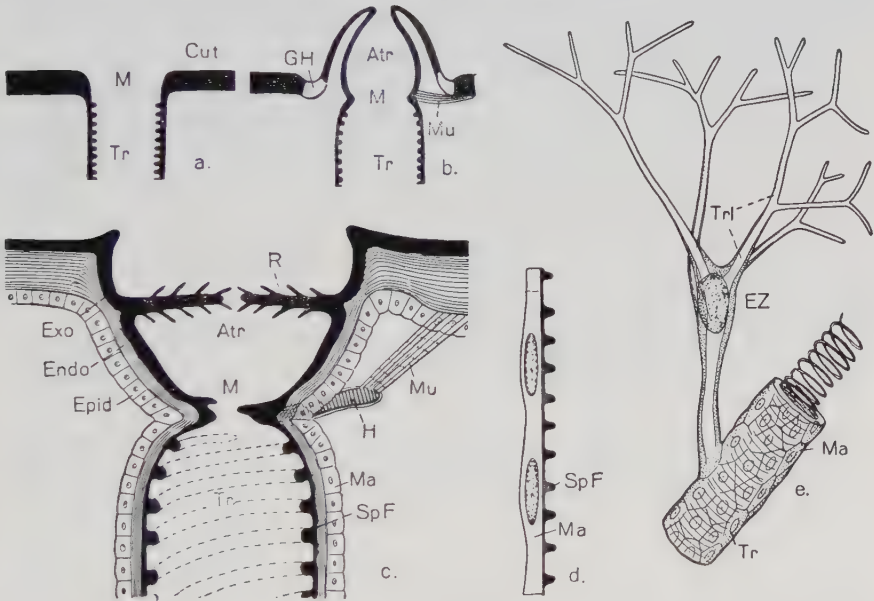


Fig. 87. Stigma- und Tracheenbau. a Primitives Stigma mit einfachem Stigmenmund M. b Stigma mit beweglichen Atrialklappen. c Stigma mit Atrium (Atr), Reuse (R) und Verschlussvorrichtung. (a-c Schnitte, in a und b nur die Kutikula dargestellt). d Stück der Wand eines stigmenfernen Tracheenasts mit Spiralfaden SpF, Längsschnitt. e feiner Tracheenzweig mit Tracheenendzelle (EZ) und Tracheolen (Trl). Ein Stück Spiralfaden frei gezeichnet.

Cut = Kutikula, Endo, Exo = Endo-, Exokutikula, Epid = Epidermis, GH = Gelenkhaut, H = Verschlusshebel, M = Stigmenmund, Ma = Matrix, Mu = Schließmuskel, Tr = Trachee, Trl = Tracheole.



bindung mit der Außenwelt, die (primäre) Vorhofspforte, sehr eng, ja sie kann sogar verschlossen und durch sekundäre Vorhofspforten ersetzt werden (Dipteren, manche Coleopteren, Fig. 143).

1.9.1.2. Die **Tracheen** bestehen aus einer der Epidermis entsprechenden Matrix (Ma), die nach innen eine kutikuläre Intima bildet und diese bei jeder Häutung erneuert (wie S. 231, auch Häutungsdrüsen, die Tracheendrüsen, kommen vor). In stigmennahen Ästen kann man an der Intima vielfach deutlich die Epi-, Exo- und Endokutikula unterscheiden (Fig. 87c), weiter nach innen zu tritt die Endokutikula völlig zurück und die Intima besteht aus einem sehr dünnwandigen, für Gase durchlässigen, der ebenfalls dünnen Matrixröhre innen anliegenden chitinigen Hohlzylinder, der nur teilweise zu einem (epi-) exokutikulären Spiralfaden (SpF), dem Taenidium, verdickt ist (Fig. 87d, e). Dieser Faden, der die Tracheen am Zusammenfallen verhindert, kann in mehreren parallelen Bahnen verlaufen, kann bei den als Luftsäcke bezeichneten Tracheenerweiterungen zurüctreten oder schwinden und ist in den Tracheolen (Trl, Tracheenkapillaren), den letzten, feinsten, weniger als  $1\mu$  im Durchmesser dicken Verzweigungen der Tracheen nur noch elektronenmikroskopisch nachweisbar. Die Tracheolenwand ist auch für Flüssigkeiten durchlässig. Ihre Intima, die nicht mit gehäutet wird, soll nicht aus Chitin bestehen, sondern aus kolloidalem Trachein, das sich beim Trocknen kontrahiert und bei Flüssigkeitsaufnahme anschwillt, dadurch wirkt es entscheidend auf die Ventilation im Endbereich des Tracheensystems.

Den Übergang der Tracheen in die Tracheolen vermitteln im typischen Fall **Tracheenendzellen**, d.h. umgewandelte, sternförmige, gestielte, großkernige Matrixzellen, deren Ausläufer die Tracheolen enthalten und deren hohler Stiel mit einem Tracheenzweig in Verbindung steht (Fig. 87e). Es scheint aber, daß nicht selten die feinsten Tracheenzweige in Tracheolen auslaufen, ohne daß besondere Endzellen ausgebildet würden. Die Tracheolen bilden im allgemeinen, ohne miteinander zu anastomosieren, ein Netzwerk auf der Innenseite der Haut und der Außenseite der inneren Organe. Sie können aber, z.B. bei den Leuchtorganen, dem Darm, den Labialdrüsen und Muskeln, auch zwischen oder in deren Zellen eindringen und, wenigstens bei gewissen Muskeln, dort Anastomosen bilden.

1.9.1.3. Die **Entwicklung der Tracheen** beginnt mit der Bildung paariger, segmentaler Ektodermeinstülpungen (S. 196), aus deren Mündungen die Stigmen werden.

Dem Kopfe fehlen solche Anlagen stets, im Prothorax treten sie nur ganz selten auf und werden noch beim Embryo wieder rückgebildet, nur in den beiden hinteren Thorax- und den ersten acht Abdominalsegmenten bleiben sie im typischen Fall als Stigmen und von diesen ausgehende segmentale Stigmenäste erhalten (Fig. 88, 89). Die beiden thorakalen Stigmenpaare rücken bereits beim Embryo nach vorn in die Grenzbezirke der Thoraxsegmente, die abdominalen behalten die intrasegmentale Lage bei. Ebenfalls noch während der Keimesentwicklung bilden sich von jedem Stigma aus dorsale, ventrale und viszerale, zunächst unverzweigte Tracheenäste (Fig. 88).

1.9.1.4. Im **Grundschema des Tracheensystems** (Fig. 89a) erscheinen also zehn Stigmenpaare, zwei thorakale und acht abdominale; von jedem Stigma geht ins Innere ein kurzer Stigmenast, der dorsalwärts bzw. ventralwärts an die Haut, die Muskeln und das Rückengefäß bzw. das Bauchmark einen Dorsal- und Ventralast (dA, vA) und nach dem Darm und den Geschlechtsorganen einen Viszeralast (viscA) abgibt. In den Thoraxsegmenten wird ein im Abdomen rückgebildeter Zweig des Ventralasts zur Beintrachee, die auch die Flügeltrachee entsendet



Fig. 88. Embryo der Phasmide *Carausius morosus* mit Anlagen der Stigmen (Stg) und der ersten Tracheenäste, Lateralansicht. (Nach LEHMANN, aus WEBER).

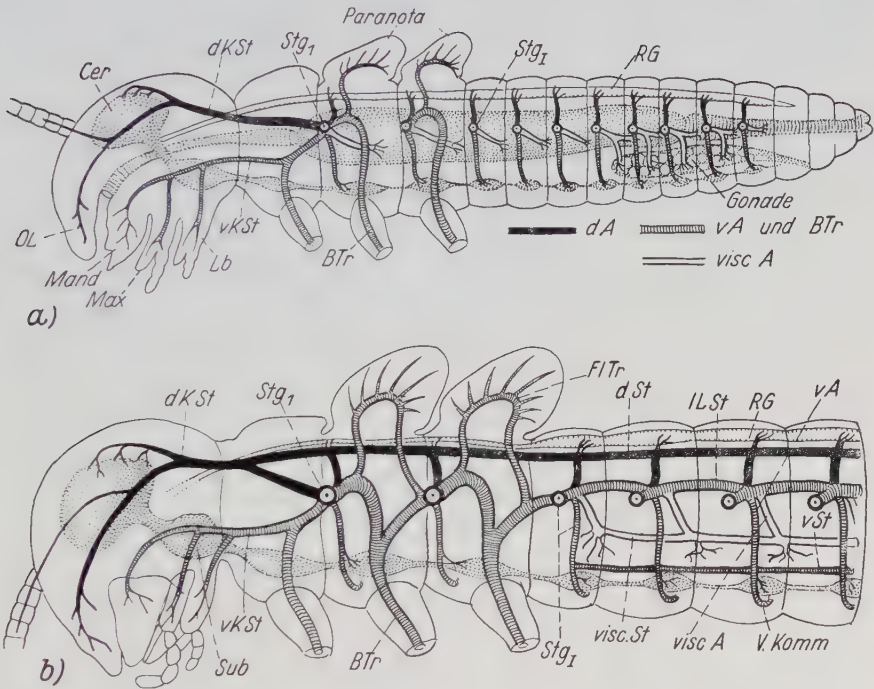
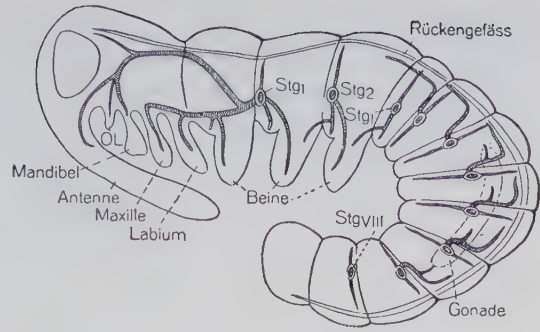


Fig. 89: Grundschemata des a primär einfachen (segmental isolierten, Machiliden) und b sekundär komplizierten (durchlaufenden) Tracheensystems, Seitenansichten.

Alle eingezeichneten Teile des Tracheensystems sind paarig, in b Nervensystem und Rückengefäß, in a auch der Darm punktiert angedeutet, in b sind im Abdomen alle vorkommenden Längsstämme eingetragen (vgl. Fig. 4). (a nach LEHMANN verändert).

BTr = Beintrachee, Cer = Cerebralganglion, dA = Dorsalast, dKSt = dorsaler Kopfstamm, dSt = dorsaler Längsstamm, FlTr = Flügeltrachee, Lb = Labium, ILSt = lateraler Längsstamm, Mand = Mandibel, Max = Maxille, OL = Labrum, RG = Rückengefäß, Stg<sub>1</sub>, Stg<sub>2</sub> = 1. thorakales bzw. abdominales Stigma, Sub = Subösophagealganglion, vA = ventraler Ast, vKomm = Ventralkommissur, vSt = ventraler Längsstamm, viscA = viszeraler Ast, viscSt = viszeraler Längsstamm.

(s. unten). Vom vordersten Stigmenast entspringen außerdem zwei Kopfstämme, ein dorsaler und ein ventraler, die den Prothorax und den Kopf mit Tracheen versorgen (d, vKSt). Dieser Zustand des primär einfachen, d.h. aus segmentalen und paarigen, getrennten Einzelsystemen (Fig. 89a) bestehenden Tracheensystems wird durch Bildung von Quer- und Längsverbindungen (Anastomosen) zu einer anatomischen und funktionellen Einheit (Fig. 89b). Dabei treten Querverbindungen (Kommissuren) häufiger auf der Ventral- als auf der Dorsalseite auf, Längsverbindungen bilden sich am häufigsten zwischen den Stigmenästen und führen so zur Bildung lateraler Längsstämme. Weniger häufig kommt es durch Verschmelzung der Dorsaläste zur Bildung dorsaler Längsstämme, selten kommen viszerale und ventrale Längsstämme vor (vgl. auch Fig. 4c).

Bei den Archaeognatha und Zygentoma werden die den Flügeln homologen Paranota von einem Tracheenast versorgt, der von der Beintrachee abzweigt (Fig. 89a). Bei den Pterygota erhält dieser Ast eine zweite Wurzel anscheinend durch Auswachsen der Längsverbindung zwischen der Beintrachee und dem folgenden Stigmenstamm. Der so sekundär entstehende Flügeltracheenbogen (Fig. 89b, FlTr) wird aber vielfach tertiär

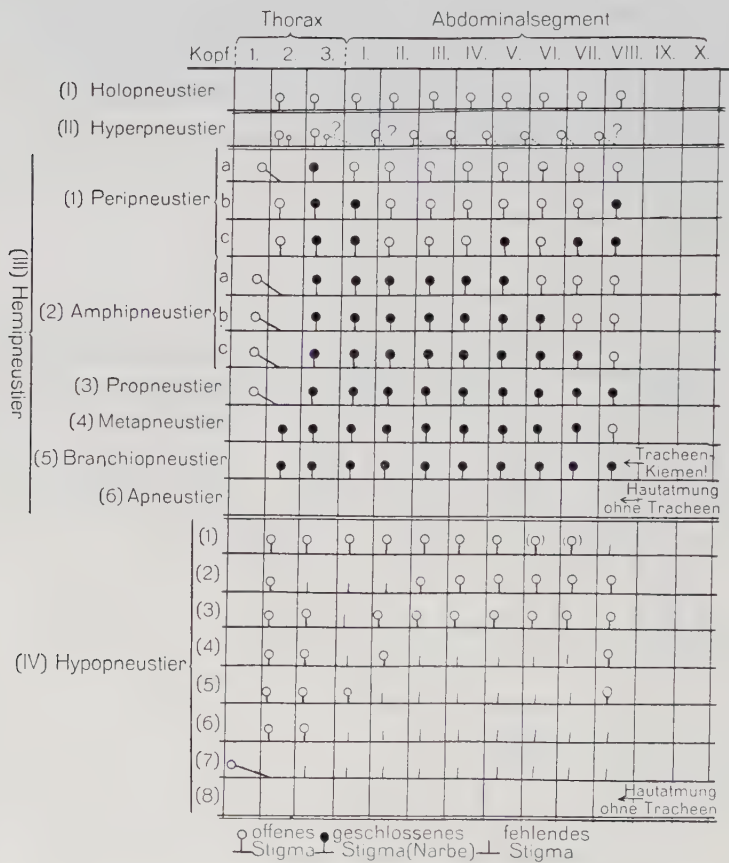


Fig. 90: Schema der wichtigsten Typen der Stigmenverteilung. (Aus WEBER).

wieder unterbrochen und ontogenetisch entwickeln sich dann die beiden Flügeltracheenwurzeln selbständig (S. 238). Starke Veränderungen (auch tertiäre Wiedervereinfachung) des Tracheensystems treten im Zusammenhang mit dem sehr weit verbreiteten **Verschuß** oder der völligen Rückbildung einzelner, vieler oder aller **Stigmenpaare** auf, der oft auf bestimmte Entwicklungsstadien beschränkt und mit besonderen Atmungsformen verknüpft ist. Die vorkommenden Fälle und die für sie gebräuchlichen Ausdrücke sind in Fig. 90 zusammengestellt.

## 1.9.2. Die Atmung

Die äußere Atmung, der Gasaustausch zwischen Medium und Tierkörper, setzt sich bei den Insekten zusammen aus der Tracheenlüftung (Erneuerung der Tracheenluft), dem Eintritt von Sauerstoff in die Gewebe und dem Austritt von Kohlendioxid aus denselben. Die innere Atmung (Gewebsatmung) ist bei den Insekten nicht speziell untersucht.

1.9.2.1. Die Lüftung des Tracheensystems kann beim Grundtyp (Landinsekten), der offene Stigmen besitzt, schon durch einfache Diffusion erfolgen, deren Regelung die Stigmenmuskeln besorgen. Meist aber kommen, zumal bei gesteigertem Sauerstoffbedarf, Atembewegungen hinzu, die eine Ventilation herbeiführen, indem durch sie der Blutdruck gesteigert und damit ein Druck auf die Tracheen ausgeübt, also eine aktive Ausatmung bewirkt wird. Ihr folgt dann die meist passive, d.h. durch die Elastizität der beteiligten Organe hervorgerufene Einatmung.

Die **Wirkung der Atembewegungen** ist nicht gering, es können mit einem Atemzug bis zu Zweidrittel der Tracheenluft erneuert werden. Die **Regelung der Ventilation** erfolgt von nervösen Atemzentren aus, die, in der Bauchganglienkeette gelegen, von gesteigertem CO<sub>2</sub>-Gehalt des Blutes gereizt werden und dann die Atemmuskeln in Tätigkeit setzen.

Spezifische **Atemmuskeln** sind die Abdominalmuskeln, die das Abdomen abflachen und verkürzen und dabei seinen Hohlraum verengen. Außerdem wirken die Flugmuskeln und andere Muskeln der Fortbewegungsorgane in ähnlichem Sinn, wenn auch sicher weniger ausgiebig. Sind Luftsäcke vorhanden, so sind sie besonders empfindlich für Blutdruckschwankungen; sie fallen bei der Ausatmung zusammen und dehnen sich bei der Einatmung passiv, gleich den Lungen der Wirbeltiere, wieder, wenn die Körperwand ihre ursprüngliche Form annimmt. Vielfach, und gerade bei primitiven Formen (Orthopteroidea) sind **Stigmenbewegungen** bei der Ein- und Ausatmung festzustellen, d.h. bestimmte Stigmen schließen sich bei der Ein-, andere bei der Ausatmung. In solchen Fällen füllt sich nicht einfach das ganze Tracheensystem bei der Einatmung gleichmäßig, um hernach ebenso wieder entleert zu werden, sondern es entsteht ein **Luftstrom**, der in bestimmter Richtung durch die Längsstämme geht. Dasselbe wird bei der Lausfliege *Melophagus* und bei gewissen Mallophagen durch die Ausbildung eines Paares von intratrachealen bzw. atrialen Klappenventilen erreicht, die zu ihrer Betätigung keiner Muskelwirkung bedürfen.

1.9.2.2. Die Hauptmenge des vom Körper aufgenommenen **Sauerstoffs** nimmt ihren Weg durch die Stigmen über die Tracheolen und durch deren Wände hindurch in die sauerstoffverzehrenden Organe. Soweit die Tracheolen an ruhende Gewebe herangehen, kann man vielfach beobachten, daß sie nicht mit Luft, sondern, wenigstens in den Endverzweigungen, mit Flüssigkeit gefüllt sind (Fig. 91, links).

Tritt das Gewebe in Tätigkeit, so entzieht es nach der in Fig. 91 dargestellten Theorie den Tracheolen die Flüssigkeit entweder einfach durch osmotische Saugwirkung oder im Verlauf einer Proteinhydratation und holt so automatisch die Tracheenluft zu sich heran, der es durch Diffusion den benötigten Sauerstoff entzieht.

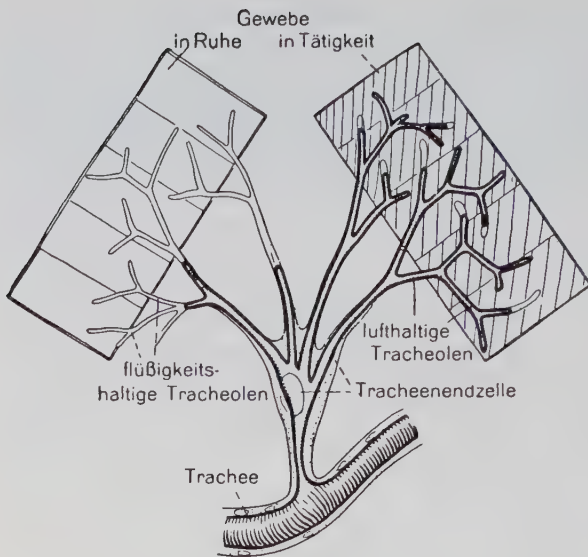


Fig. 91: Die von WIGGLESWORTH aufgestellte, von BULT modifizierte Theorie der Tracheolenfunktion, schematisch dargestellt; s. Text.

Eine andere, an den Leuchtorganen der Lampyriden ausgearbeitete Hypothese rechnet mit einer Pumpwirkung von Teilen der Tracheenendzelle auf den Tracheoleninhalt.

Auch der größere Teil des abgegebenen, wesentlich leichter diffundierenden **Kohlendioxids** geht den Weg durch die Tracheolen und Tracheen, ein geringerer Teil (immerhin nachweislich bis zu 25%) diffundiert unmittelbar von den Geweben ins Blut und von da durch dünne Stellen der Körperdecke oder durch die Tracheenwände in die umgebende Luft.

Da durch die Tracheenwände hindurch Sauerstoff ins **Blut** diffundieren kann, wirkt dieses auch als Sauerstoffträger, doch kann es, da ihm respiratorische Farbstoffe fast stets fehlen, den Sauerstoff nur gelöst, also nur in verhältnismäßig geringer Menge aufnehmen. Das Zurücktreten des Bluts als Sauerstoffträger, das völlige Ausfallen seiner bei den Anneliden und Krebsen noch vorhandenen Mittlerrolle zwischen (lokalisierten) Atmungsorganen und sauerstoffverzehrenden Organen spiegelt sich einerseits in der Ausbildung des Tracheensystems, das eine diffuse Atmung, d.h. einen Transport gasförmiger Luft an die Verbrauchsorte gestattet, andererseits in der Rückbildung des Kreislaufsystems (s. S. 154).

Die **Intensität der Atmung**, meßbar nicht an den Atembewegungen, sondern am Verbrauch von  $O_2$  oder der Abgabe von  $CO_2$  in der Zeiteinheit oder schließlich am Mengenverhältnis zwischen der  $CO_2$ -Abgabe und dem  $O_2$ -Verbrauch (respiratorischer Quotient) schwankt mit dem  $CO_2$ -Gehalt des Mediums, kaum dagegen mit dem Sauerstoffgehalt. Sie ist ein Maßstab für den Gesamtstoffwechsel, da jeder Stoffwechselvorgang, abgesehen von den anoxydativen Vorgängen, die normalerweise geringe Bedeutung haben, mit Sauerstoffverbrauch einhergeht, steigert sich daher mit Temperatursteigerungen (s. S. 432) und ist beim bewegten Tier größer als beim ruhenden, bei Stadien in starkem Wachstum oder in lebhafter Entwicklung höher als bei Stadien, deren Entwicklung ruht oder abgeschlossen ist.

Zum Leben ohne Sauerstoff, zur **Anoxybiose**, sind die Insekten in verschiedenem Grad, normalerweise aber nur insoweit befähigt, als die ersten Stufen des Stoffwechsels anaerob



(anoxydativ) geschehen und die Oxydation der dabei entstehenden Zwischenprodukte, besonders der aus Zucker gebildeten Milchsäure (Muskelkontraktion) aufgeschoben werden können, bis wieder Sauerstoff vorhanden ist. Es entsteht so ein Sauerstoffdebit, das durch eine intensivere «Erholungsatmung» wieder ausgeglichen werden muß. Bei den Larven der Magenbremsen (*Gasterophilus*), die auf vom Wirt verschluckte Luft angewiesen sind, ist die ungewöhnlich ausgesprochene Befähigung zur Anoxybiose dagegen auf den Gewinn von Sauerstoff durch Umwandlung von Glykogen in Fett zurückzuführen.

**Besondere, abgeleitete Atmungsformen** kommen bei Wasserinsekten und Entoparasiten vor. Die Wasserwanzen und ihre Larven sowie die Wasserkäfer, die durch offene Stigmen atmen, müssen ihren Luftvorrat, den sie als «physikalische Kieme» an verschiedenen Stellen ihres Rumpfes mit sich tragen, von Zeit zu Zeit an der Wasseroberfläche erneuern, da er sich durch Diffusion erschöpft. Die *Aphelocheirus*-Arten unter den Wasserwanzen und einige Käfer (Helminen, *Phytobius*, *Haemonia*) sind von der Luftaufnahme an der Wasseroberfläche unabhängige Plastronatmer. Bei ihnen bleibt die durch Oberflächenkräfte zwischen feinsten, steifen, unbenetzbaren und an ihrer Spitze waagrecht umgebogenen oder in sehr komplizierter Weise miteinander verbundenen Trichomen auf einer unbenetzbaren Körperoberfläche festgehaltene, nur 4–6 µm dicke Luftschicht als physikalische Kieme dauernd erhalten. Ihr Volumen bleibt konstant, solange die Trichome in der Lage sind, dem Wasserdruck (maximal dem Druck in 30 m Tiefe) zu widerstehen. Dieses hängt von der Dichte ihrer Anordnung ab und ist bei den einzelnen Arten verschieden. Die Plastronatmer sind auf sauerstoffreiches Wasser angewiesen, da in sauerstoffarmem der Sauerstoff aus dem Plastron herausdiffundieren würde. Der aus der Luftschicht zur Atmung verbrauchte Sauerstoff diffundiert aus dem Wasser nach. Viele aquatische Dipteren- und andere Larven atmen durch offene Stigmen und sind daher mehr oder weniger an die Wasseroberfläche gebunden, wenn sie nicht, wie die Schilfkäferlarven (*Donacia*) die luftführenden Interzellularräume von Wasserpflanzen mit besonders gestalteten Stigmen anbohren können. Aquatische und parasitische Larven mit geschlossenem Tracheensystem zeigen als Apneustier (Fig. 90) Hautatmung ohne Tracheen oder Hauttracheenatmung, die diffus oder auf äußere oder innere Tracheenkiemen beschränkt, lokalisiert sein kann (Fig. 175, 176a, 179b, 180c, 213a, 224a und andere Beispiele im 2. Hauptteil).

## 1.10. Die Zirkulationsorgane und die Leibeshöhle

Die Leibeshöhle der Insekten geht, stammes- und keimesgeschichtlich betrachtet (S. 196), auf ein segmentiertes Coelom gleich dem der Anneliden zurück. Mit der Auflösung des bei den Anneliden geschlossenen Hautmuskelschlauchs in einzelne Muskelzüge ist auch der der Körperwand zugekehrte Teil der Epithelauskleidung der Leibeshöhle samt den Querscheidewänden (Dissepimenten) und den Mesenterien geschwunden, die inneren Organe werden in der Regel nur von den Tracheen (Fig. 4c) in ihrer Lage gehalten, die Leibeshöhle ist durchgehend, und als einziger Rest ihrer Epithelauskleidung ist nur noch die Peritonealhülle der inneren Organe übrig geblieben (Fig. 92, PerH), deren epithelialer Charakter aber gewöhnlich unkenntlich ist (Näheres über das Bindegewebe s. 47). So macht die entwickelte Leibeshöhle den Eindruck eines Spaltraums (Pseudocoels), und tatsächlich sind an ihrer embryonalen Entstehung ja Spalträume wenigstens mit beteiligt, die Leibeshöhle ist ein Mixocoel (S. 196).

### 1.10.1. Die Zirkulationsorgane

Hand in Hand mit dieser Umbildung der Leibeshöhle und parallel (korrelativ) mit der Entwicklung der Tracheenatmung geht eine Rückbildung des Blutgefäßsystems, von dem nur ein **Rückengefäß** übrigbleibt. Dazu kommen im typischen Fall noch ein dorsales und ein ventrales Diaphragma und akzessorische pulsierende Organe, die wahrscheinlich sekundäre Neubildungen sind.

1.10. 1. 1 Die **Diaphragmen** (Fig. 92, dD, vD) reichen nach vorn meist nicht über das Abdomen hinaus und teilen dieses in drei Stockwerke, den Dorsalsinus oder Pericardialsinus (Peric.S), in dem das Rückengefäß liegt, den Periviszeralsinus (Perivisc.S), der den Darm und die Geschlechtsorgane enthält, und den Perineuralsinus (Perin.S) oder Ventralsinus, in dem das Bauchmark verläuft. Die Diaphragmen bestehen aus Bindegewebe und eingelagerten Muskelzügen und haben meist seitliche, segmental angeordnete Lücken, die einen Übertritt des Blutes von einem Sinus in den anderen gestatten. Das ventrale Diaphragma fehlt bei Formen ohne Bauchmark und erstreckt sich bei den anderen nicht über das letzte Ganglion hinaus, sondern endet oft schon davor. Es ist typisch nur bei wenigen Gruppen (Odonata, Grylloblattidae, Acrididae, Hymenoptera, Megaloptera, Planipennia, Mecoptera, Lepidoptera und Imagines niederer Dipteren) entwickelt und fehlt vor allem den Ephemeroptera, Blattodea und Dipterenlarven.

1.10.1.2. Das einfach röhrenförmige **Rückengefäß** besteht aus Herz und Aorta. Ersteres ist beim Grundtyp eine das ganze Abdomen vom 8., 9. oder 10. Segment ab durchziehende, hinten blind geschlossene Röhre, deren Wand von segmental angeordneten, paarigen Ostien durchbrochen ist. Die Einströmstien sind sich nach innen öffnende Ventilkappen; die Ausströmstien sind nicht mit Klappen versehen, aber von Zellgruppen umlagert, die die Funktion der Klappen übernommen haben. Die Zahl der Ostien ist verschieden. Auch sonst zeigt der Bau des

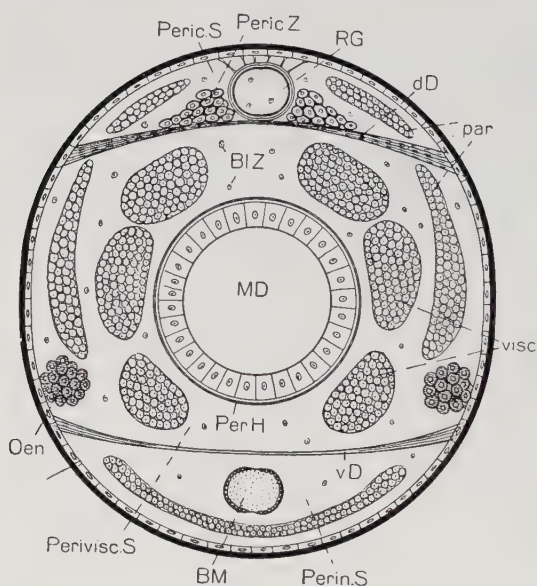


Fig. 92: Schematischer Querschnitt durch das Abdomen, zur Darstellung der Leibeshöhle und ihrer Gewebe. Tracheen weggelassen (vgl. Fig. 4c).

BIZ = Blutzellen, BM = Bauchmark, dD = dorsales Diaphragma, MD = Mitteldarm, Oen = Oenocyten, par = parietale Schicht des Fettkörpers, Per.H = Petorinealhülle, Peric.S = Pericardialsinus, Peric.Z = Pericardialzellen, Perin.S = Perineuralsinus, Perivisc.S = Periviszeralsinus, RG = Rückengefäß (Herz), vD = ventrales Diaphragma, visc = viszerale Schicht des Fettkörpers.

Rückengefäßes in den einzelnen Ordnungen verschiedene Abweichungen von dem Grundschemata, so bei den Schaben noch seitliche, arterielle Blutgefäße. Nach vorn geht das Herz in die enge Aorta über, die den Thorax durchsetzt und im Kopf an den Corpora cardiaca mit einer offenen Erweiterung (Frontalsinus, Frontalsack) endet (Fig. 93a), die mit den Antennenampullen durch Muskelfasern verbunden ist und wovon Kanäle nach vorn und ventrad ziehen können.

Die Wand des Rückengefäßes (Fig. 93b) entwickelt sich aus den mesodermalen Cardioblasten (S. 196), die im Querschnitt sichelförmig werden und von beiden Seiten her zur Röhre zusammentreten. Sie besteht aus einer äußeren, bindegewebigen, dünnen Zellschicht, der Adventitia (Ad) und einer Ringmuskelschicht (RM), die beim Herzen ziemlich dick ist, bei der Aorta aber nach vorn allmählich zurücktritt. Nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen an der Wanderheuschrecke sind Innen- und Außenseite der Muskeln mit einer Zellschicht (Endo- und Exothel) bekleidet.

Das Herz ist mit der Rückendecke verwachsen oder durch Fasern verbunden (Fig. 92); von seinen Seiten oder seiner Ventralfläche aus geht das dorsale Diaphragma an die Seitenwände des Abdomens. Das Diaphragma ist dorsalwärts gewölbt, besteht aus Bindegewebe mit spärlichen Kernen (Fig. 93b, BK) und enthält Muskelfasern (MF), die mit schmaler Basis an der Körperwand entspringen, um sich im Diaphragma flach auszubreiten, in elastische Fasern (eF) überzugehen und als solche am Herzen zu enden. Wegen ihrer Form nennt man die so entstehenden, segmental angeordneten Muskeln die Flügelmuskeln des Herzens (Fig. 93a, FIM).

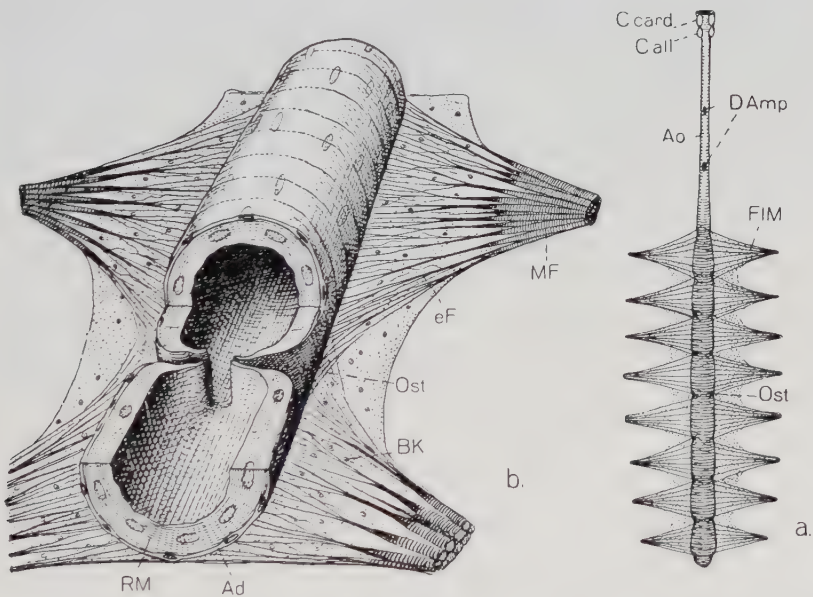


Fig. 93: a Grundschemata des Rückengefäßes, Ventralansicht. b Ausschnitt aus dem Herzen und dem dorsalen Diaphragma, von hinten und dorsal gesehen. Rekonstruktion, ein Teil der dorsalen Herzwand abgetragen.

Ad = Adventitia, Ao = Aorta, BK = Bindegewebskerne, C. card, C. all = Corpora cardiaca, allata, Damp = Abzweigung der Dorsalampullen, eF = elastische Fasern, FIM = Flügelmuskeln, MF = deren Muskelfasern, Ost = Ostium, RM = Ringmuskelschicht.



Die (motorische) **Innervierung** des Rückengefäßes und des Diaphragmas geschieht in der Regel von paarigen, dem ersteren anliegenden Längsnerven aus, deren Fasern Neurite teils von Zellen der Bauchganglienkeette, teils von solchen der Corpora cardiaca sind, bei einigen Formen (*Periplaneta*, *Carausius*, *Apis* u. a.) jedoch größtenteils zu Ganglienzellen gehören, die an oder in den Längsnerven selbst liegen (s. unten). In der Herzwand kommen anscheinend keine Nervenzellen vor.

1.10.1.3. Der **Blutumlauf** im Körperstamm kommt zustande durch Kontraktionswellen, die von hinten nach vorn, bei manchen Insekten zeitweilig auch umgekehrt, über das Rückengefäß und die Diaphragmen laufen. Die Kontraktionen der Ringmuskulatur des Herzens bewirken dessen Systole und treiben das Blut, dessen Ausströmen aus den Ostien durch deren Ventilkappen verhindert wird, in die Aorta und von da in die Leibeshöhle des Kopfes. Die Kontraktionen der Flügelmuskeln, die das dorsale Diaphragma abflachen und mit dem Herzpuls alternieren, bewirken, zusammen mit den elastischen Fasern des Diaphragmas, die Diastole, die Dehnung des Herzens und sorgen in Gemeinschaft mit der Saugwirkung der Herzperistaltik und mit den von vorn nach hinten verlaufenden Kontraktionen des ventralen Diaphragmas dafür, daß das Blut im Perivisceral- und Perineuralsinus nach hinten, durch die seitlichen Lücken der Diaphragmen in den Pericardialsinus und endlich durch die Ostien in das Herz gelangt (Fig. 94).

Der Herzpuls ist bei den Arthropoden anscheinend primär ein myogener, den beteiligten Muskeln selbst angehöriger, nur hinsichtlich der Schlagfrequenz und -amplitude vom Nervensystem überwachter Automatismus, der aber bei vielen Formen auch unter den Insekten durch einen neurogenen Schrittmachermechanismus verdrängt ist. Als Schrittmacher sollen dabei Ganglienzellen der Längsnerven wirken, die hemmenden und aktivierenden Einflüssen des Zentralnervensystems unterliegen und über andere, motorische Zellen der Längsnerven Impulse an den Herzmuskel geben. Ob der auch hier vorliegende Automatismus durch eine sensorische Verbindung des Herzmuskels mit den Schrittmacherzellen zustande kommt, ist noch ungewiß. Die Frequenz des Herzschlages und der Druck bei der Systole im Herzen sind von der Temperatur abhängig und in der Bewegung höher als in der Ruhe (z. B. die Frequenz bei einem Schwärmer 110–140 bzw. 40–50 Schläge/min; der Druck im vorderen Teil des Abdomenherzens steigt bei *Locusta migratoria* von 0 auf + 9,4 in der Ruhe und + 13 cm Wasser in der Bewegung). Im Pericardial- und Perineuralsinus herrschen beim ruhenden Insekt immer negative Drucke.

1.10.1.4. Für den Blutumlauf in den Körperanhängen sorgen besondere, physiologisch noch nicht näher untersuchte **akzessorische pulsierende Organe** (Fig. 94): In den Flügeln zirkuliert das Blut, in die es vom Herzen hineingepreßt und

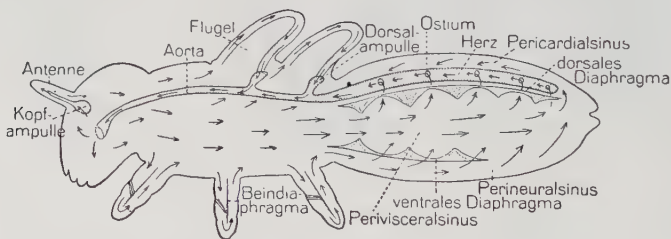


Fig. 94: **Blutkreislauf** eines Insekts mit vollständig entwickelten pulsierenden Organen. (Nach WEBER).

Der Verlauf des Blutstroms durch Pfeile dargestellt, kontraktile Teile mit Punkten versehen.



woraus es von den Dorsalampullen, d.h. im Meso- und Metascutellum gelegen, mit der Aorta verbundenen pulsierenden Blasen wieder gesogen wird. Es fließt in den breiteren Vorderrandadern zur Flügelspitze, gelangt durch die Queradern ins Analfeld und wird durch seine Adern in den Thorax zurückgeführt. Vielleicht haben dadurch die Flügel eine Funktion beim Temperatúrausgleich und Gasaustausch. Ähnliche Bildungen, gewöhnlich aber ohne Verbindung mit der Aorta, liegen am Grund der Antennen (Antennenampullen) in den Beinen finden sich pulsierende Gefäße oder Scheidewände (Beindiaphragmen), an denen Muskeln angreifen.

### 1.10.2. Die Gewebe der Leibeshöhle

Außer dem Blut gibt es in der Leibeshöhle noch Zellen bzw. Gewebe verschiedener Herkunft, die mit jenem zusammen die Gewebe der Leibeshöhle ausmachen. Ihre Funktion hängt durchweg irgendwie mit dem Kreislauf zusammen (Fig. 4c, 92).

1.10.2.1. Das **Blut**, das 5–40% der Körpermasse ausmacht (bei weichhäutigen Larven weit mehr als bei Imagines, s. S. 439), besteht als ein strömendes Gewebe aus einer flüssigen Grundmasse, dem Blutplasma (Hämolymphe), und den darin schwebenden, oft aber auch inneren Organen anhaftenden farblosen Blutzellen (Hämozyten), deren Zahl starken Schwankungen unterworfen ist. Sie entstehen mit Ausnahme der Önozytoiden (s. unten) im typischen Fall aus dem Mittelstrang (Fig. 115e, MSt), können aber auch in postembryonaler Zeit von mesodermalen Bildungsherden aus vermehrt werden (s. S. 243). Sie treten zunächst als kleine, verhältnismäßig großkernige (Zell-Kern-Verhältnis 1,5) teilungsfähige Prohämozyten (PL) auf, die sich in verschieden gestaltete, auch in der Größe von 6 bis über 30  $\mu$  Durchmesser schwankende Hämozyten umwandeln können. Unter diesen unterscheidet man:

1. Plasmatozyten, deren basophiles, ribosomenreiches Zytoplasma bei jungen Tieren hyalin und arm an Einschlüssen, bei älteren aber mit zahlreichen dichten Körnchen und Vakuolen beladen ist (chromophile Leukozyten, Mikronukleozyten). Sie können durch Pseudopodien amöboid beweglich sein und in enge Spalten (z.B. der Flügelnervatur) eindringen (Amöbozyten, Makronukleozyten) und sind auch zur Phagozytose fähig.

2. Die ihnen ähnlichen Granulozyten, deren Zytoplasma gleichmäßig von kleinen, stark lichtbrechenden, von einer Membran umschlossenen Körnchen erfüllt ist, können ebenfalls Pseudopodien bilden, aber nicht phagozytieren. Sie werden auch in der Exuvialflüssigkeit angetroffen und durchwandern die Epidermis noch vor der Kutikulinbildung.

3. Die nach der Entnahme rasch zerfallenden, phagozytischen Koagulozyten (Zystozyten), deren Zytoplasma sehr zahlreiche Ribosomen enthält und deren Ergastoplasma gut entwickelt ist, haben granuläre Einschlüsse, die randständige, dichte und homogene, unregelmäßig konstruierte Körnchen oder aus feinen gebündelten Fibrillen bestehende und von einer deutlichen Membran eingehüllte Körper sind. Ribosomen, Fibrillen und Granula verschwinden bei der Gerinnung, aber die Zellmembran platzt nicht. Sie sind die alleinigen Träger der Phenoloxydase der Hämolymphe und spielen wohl bei der Gerbung der Kutikula (s. S. 18) eine Rolle.

4. Die nicht phagozytären Önozytoiden haben einen exzentrischen Kern, membranumgebene Granula und gebündelte Mikrotubuli in perinuklearen Zysten, aber nur wenig Lipidtropfen. Dazu kommen noch als besondere Formelemente

5. Sphärolazellen mit einem kleinen, ventral gelegenen Kern und einem durch lichtbrechende Kugeln im Zytoplasma morulaähnlichen Aussehen und

6. blasenförmige Adipohämozyten mit lichtbrechenden, kugeligen, stark osmophilen Lipidtröpfchen, spheroiden, weniger dichten sog. M-Körpern (mit einer amorphen Matrix) und N-Körpern (mit homogener Matrix, die Klumpen von dichtem Material enthält). Diese beiden Formelemente sind offenbar Umwandlungsprodukte von Hämozyten, so steigt z.B. der Anteil der Adipohämozyten bei der Verpuppung stark an, während der der Plasmatozyten gleichzeitig absinkt. Die Sphäruzellen sind eine degenerative Form der Önozytoiden. Die Granulozyten entstehen wahrscheinlich aus Plasmatozyten. Die Entstehung der Koagulozyten ist unbekannt. Die Beschreibung der Funktionen der Hämozyten und Hämolymphe wird noch durch die nicht einheitlich geübte Benennung der Hämozytentypen erschwert.

Die Veränderungen, die offenbar mit der zeitweiligen Übernahme verschiedener Funktionen (Stofftransport, Fermentsekretion, Phagocytose s. unten) zusammenhängen, können zyklisch sein und bei mehrfacher Wiederholung zur Degeneration der Zelle führen, wie denn überhaupt ein Zerfall der Zellen etwa im Verlauf des Stofftransports nicht selten ist.

Die Hämozyten werden, wie man bei der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* und beim Heimchen *Acheta domesticus* entdeckt hat, von besonderen hämatopoietischen Organen (früher phagozytäre Organe genannt) gebildet. Im ersten Fall bestehen sie aus losen Zellhaufen am Pericardseptum, im zweiten liegen sie im 2. und 3. Abdominalsegment beiderseits des Dorsalgefäßes. Sie bestehen aus einem zentralen mit dem Dorsalorgan kommunizierenden Lumen, einer Rindenschicht (Cortex) und einer durch eine Basalmembran gegen die Leibeshöhle abgegrenzte bindegewebigen Kapsel, deren diskontinuierliche endothelartige Zellschicht zahlreiche Kollagenfasern aufweist, die mit größeren verzweigten Fasern eng verflochten sind, die auch in den Cortex eindringen und dort ein Fasernetz bilden. Hier sind mit ihnen durch feinste Verästelungen verbundene Zellen eingelagert, deren Reichtum an Zellmembraneinstülpungen (Pinozytose-Vesiculae), dichten Körpern und Vakuolen auf eine heftige resorptive Tätigkeit schließen läßt. Sie bilden durch Mitosen granulareiche Zellhaufen, die Hämozytoblasten, die sich rasch zu Hämozyten differenzieren, und zwar zu Plasmatozyten, Granulozyten und Koagulozyten jeweils aus einem Zellverband. Sie häufen sich im Lumen an und gelangen von da über das Dorsalgefäß in die Körperhöhlenflüssigkeit. Bei Blutungen schwellen die hämatopoietischen Organe infolge intensiverer Tätigkeit an.

Das gewöhnlich schwach sauer reagierende Blutplasma hat einen ziemlich hohen osmotischen Druck, es enthält in wässriger Lösung bzw. in kolloidaler Form anorganische Salze und zahlreiche organische Stoffe, unter denen Proteine auch in Verbindung mit Fett (wahrscheinlich Diglyceride = Ester von Glycerin mit 2 Fettsäuren) und Zucker (hauptsächlich Trehalose, aber auch andere Disaccharide wie Maltose und Zellobiose, dagegen nur selten Monosaccharide wie Glucose und Fruktose) an erster Stelle stehen. In hoher Konzentration werden auch organische Säuren gefunden, die Zwischenprodukte der Glucoseoxydation sind (Zitronen-, Bernstein- und Apfelsäure). Pigmente verschiedener Zusammensetzung (S. 26ff.) können dem Blut eine gelbliche, rötliche oder grünliche Färbung geben. Hämoglobin kommt nur ausnahmsweise vor (Chironomidenlarven). Es ist diffus in der Hämolymphe verteilt. Sein Molekül ist nur halb so groß wie bei den Wirbeltieren.

Die Hauptaufgaben des Bluts bestehen in dem Transport der Nährstoffe vom Darm zu den Verbrauchsorten, im Hormontransport (S. 133ff.), im Abtransport von Stoffwechselschlacken, die ihm von den Exkretionsorganen entzogen werden (S. 101) und, in geringem Maße, im Gastransport (S. 152). Ermöglicht wird diese

vielseitige Tätigkeit dadurch, daß das Blut alle Organe umspült, eingeschlossen ist darin auch die Versorgung des Fettkörpers mit zu speichernden Reservestoffen (s. S. 162) und im Bedarfsfall eine Beteiligung an deren Mobilisierung. Diese geschieht wenigstens bei vielen Holometabolen unter Zerstörung der Fettzellen, wie denn überhaupt das Blut durch Fermentbildung oder durch Phagozytose (s. unten) sich am Abbau eigener Körpersubstanz beteiligen kann (Histolyse, s. S. 230). Auch die Übertragung des Binnendrucks der Leibeshöhle von einer Körperregion zur anderen bei der Atmung, der Häutung und der Flügelausbreitung (S. 237) gehört zu den Funktionen des Bluts; einige weitere, teilweise noch ungenügend bekannte Funktionen sind die folgenden:

1. Soweit eine Blutgerinnung überhaupt stattfindet – sie fehlt z.B. bei *Rhodnius* und der *Apis*-Larve – und nicht etwa nur in einer Verklumpung der Blutzellen besteht (Schauben), wird sie durch Austritt von Blut aus einer Wunde ausgelöst und endet mit der Bildung eines Gerinnungspropfs, der im wesentlichen aus faserigem, von den Einschlüssen bestimmter Hämocyten (bei Käfern Mucopolysaccharid-Körnchen) oder von den Koagulozyten (bei Heuschrecken) gebildetem Fibrin und zusammengeballten Blutzellen besteht, sich allmählich zusammenzieht und die Wundränder nähert.

2. Aus dem so entstandenen festen Wundverschluß kann, vor allem bei Larven, aber auch bei den Imagines der Hemimetabolen, eine Wundheilung werden, indem sich z.B. aus Blutzellen ein Pseudoepithel bildet, das unter dem Pfropf eine neue Kutikula herstellt. Schließlich wandern Epidermiszellen von den Wundrändern her an diese Kutikula und mit der nächsten Häutung ist die Wunde verschwunden.

3. In den Körper eingedrungene Fremdkörper können durch Phagozytose unschädlich gemacht, d.h. von Blutzellen aufgenommen und verdaut oder irgendwo, z.B. in der Kutikula, abgelagert werden. Auch dabei kann die Häutung, die mit einer Vermehrung der Blutzellen einherzugehen pflegt, eine Rolle spielen; durch Darmrisse in die Leibeshöhle der Bettwanze gelangte Fremdblutmassen werden erst bei der nächsten Häutung phagozytiert. Fremde lebende Körpersubstanzen lösen entweder eine Melanisierung aus, d.h. eine Ablagerung von Melanin in oder um sie, oder werden, wenn sie größer sind (z.B. auch Bakterienmassen), von Blutzellen melanisiert und abgekapselt oder durch Ausscheidung von Enzymen verdaut. Die zahlreichen Entoparasiten der Insekten zeigen indessen, daß weder diese Abwehrmittel, noch die seltener vorkommende Immunisierung durch Bakteriolyse oder Antitoxine immer ausreichen.

4. Der unter (2) und (3) erwähnte Zusammenschluß von Blutzellen zu epithelartigen Lagen wird auch für die Bildung der vielfach an der Basalmembran der Epidermis und der Umhüllung innerer Organe auftretenden, meist gefensterten Membranen und anderer «bindegewebiger» Teile verantwortlich gemacht. Bei den doppelwandigen Rectalpapillen entsteht nachweislich die eine Wandschicht als Pseudoepithel aus eingewanderten Blutzellen (vgl. S. 97).

5. Exsudation oder Reflexbluten (z.B. bei den flügellosen Laubheuschrecken Ephemeroptera, Heteroptera und Bradynobaenae, bei Marienkäfern, Meloiden, dem Blattkäfer *Timarcha*, bei den Larven der Blattwespen *Cimbex* und *Trichiosoma*) ist ein auf Feindreize (meist Berührungsreize) hin eintretendes Ausspritzen des in solchen Fällen oft übelriechenden oder -schmeckenden, giftigen, ätzenden oder wachshaltigen Bluts durch vorgebildete Spalten der Haut, die Ostiolen, oder durch neuentstehende Hautrisse.

1.10.2.2. Der **Fettkörper** (Fig. 95) besteht aus großkernigen Fettzellen (Fz), deren umfangreicher Plasmakörper neben den regelmäßig vorhandenen Fetttröpfchen, Eiweiß- und Glykogenkörnchen enthalten kann. Die Fettzellen treten bei manchen Formen dauernd, bei anderen zu gewissen Zeiten vereinzelt auf, bilden aber gewöhnlich durch enge Aneinanderlagerung, oft unter scheinbarem Schwund der Zellgrenzen, Fettkörperlappen, die, von einer feinen Hülle (Membrana



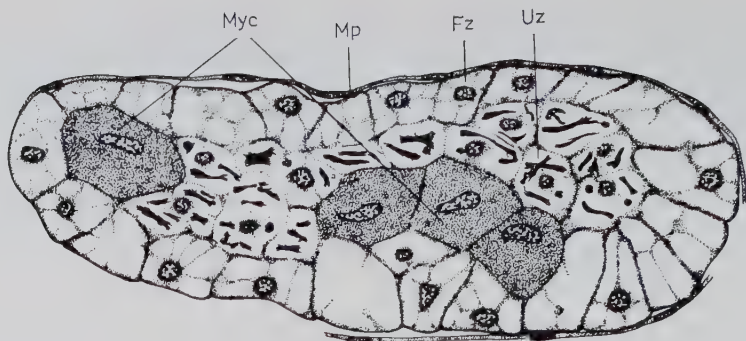


Fig. 95: Schnitt durch einen Fettkörperlappen von *Blaberus*. (Aus SEIFERT 1970).  
Fz = Fettzelle, Mp = Membrana propria, Myc = Myzetozyten, Uz = Uratzelle.

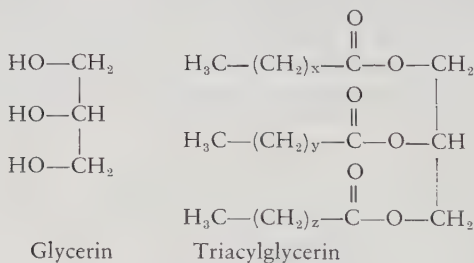
propria, Fig. 95, Mp) umgehen, durch die eingelagerten Stoffe weißlich oder gelb bis grün gefärbt erscheinen können.

Diese Lappen entwickeln sich, wie Fig. 115 zeigt, aus der viszeralen Wand der Coelomsäckchen, doch schwindet die segmentale Gliederung meist mit der Ausbildung der Leibeshöhle, und an ihre Stelle tritt eine nicht immer deutlich ausgesprochene Scheidung in eine parietale, der Körperwand genäherte (Fig. 92, par) und eine viszerale, dem Darm folgende Schicht (visc) von Fettkörperlappen, eine Anordnung, die das allseitige Herantreten des Bluts erleichtert.

Der Fettkörper hat in der Stoffwechselphysiologie der Insekten viele wichtige Aufgaben zu erfüllen, weshalb er in seiner Bedeutung etwa mit der Leber verglichen werden kann. Die wichtigsten sind

#### 1.10.2.2.1. im Fettstoffwechsel

a) Die Synthese von Fetten, das sind Ester von Fettsäuren (Monocarbonsäuren) mit Glycerin, einem dreiwertigen Alkohol. Die drei Hydroxylgruppen (HO) befähigen das Glycerin zur Bildung von Triester, den Triglyceriden (nach neuerer Nomenklatur Triacylglycerinen), in denen meistens zwei oder drei verschiedene Säuren enthalten sind:



Das in den Fettkörperzellen gespeicherte Fett besteht in der Hauptsache aus einer Mischung von Triacylglycerinen. Sie werden im Fettkörper synthetisiert. Als Ausgangsstoffe können sowohl Kohlenhydrate als auch Aminosäuren dienen, hauptsächlich durch ihren vorübergehenden Abbau in Essigsäure, wenn auch der unmittelbare Donator (Spender) der  $\text{C}_2$ -Einheiten der besonders reaktionsfähige Ester der Malonsäure mit dem Coenzym A (Co A) (s. S. 100), das Malonyl-Co A, ist. Die eigentlichen Fettsäuresynthesenreaktionen vollziehen sich an einem Multi-Enzymkomplex, wobei alle Zwischenstufen an die Enzyme gebunden bleiben. Zwei langkettige Fettsäuren in Form von Acyl-Co A-Derivaten bilden dann mit den freien Hydroxylgruppen von  $\alpha$ -Glycerinphosphat, das z.B. durch enzymati-



sche Reduktion des Dihydroxyacetonphosphat, eines Spaltproduktes beim Fructoseabbau, entstehen kann, unter der katalytischen Wirkung eines Fettkörperenzym das Diglyceridphosphat (= Phosphatidsäure) als Zwischenprodukt, das bei Ersetzen des Phosphats durch eine dritte Fettsäure ein Triacylglycerin ergibt, das gespeichert wird, oder bei Eingehen der Phosphatgruppe in eine zweite Esterbindung mit einem anderen Molekül wie Cholin, Inosit usw. Phosphatide (= Phospholipide oder Phospholipide) bildet, die ein Bestandteil der protoplasmatischen Struktur der Zellen sind (Fig. 96).

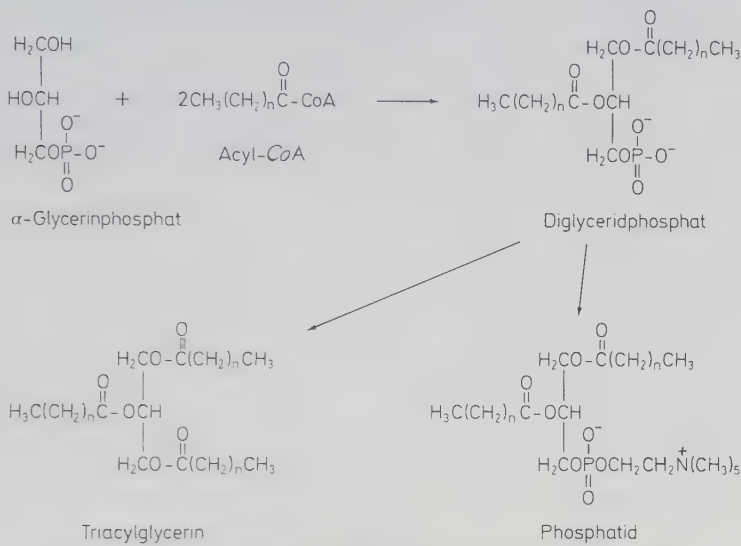
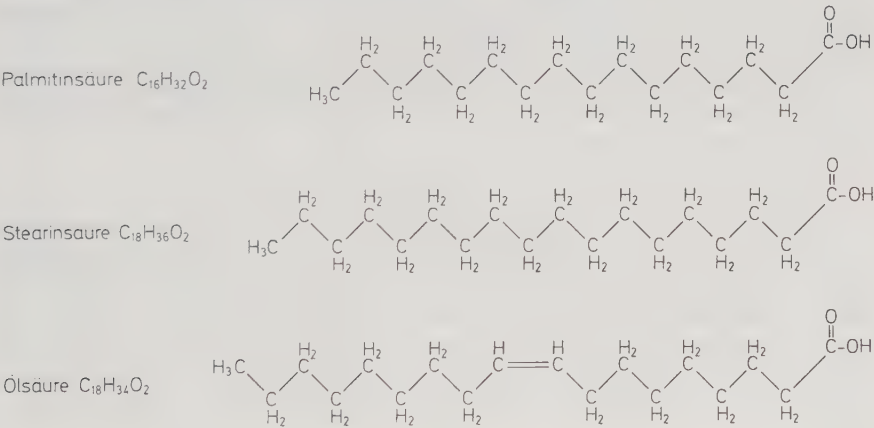


Fig. 96: Reaktionsschema für die **Fettsynthese** im Fettkörper. (Nach GILMOUR, WATERHOUSE & DAY 1970).

b) Die Speicherung von Fett erfolgt hauptsächlich während der Larvenzeit vieler Insekten. Die Zusammensetzung des gespeicherten Fettes ist bei den einzelnen Insektengruppen sehr verschieden. Bei einigen herrschen gesättigte Fettsäuren mit 16 und 18 Kohlenstoffatomen (Palmitin- und Stearinsäure) und ungesättigte Ölsäure mit 18 Kohlenstoffatomen vor:



Das Fett vieler Insekten hat einen größeren Anteil an ungesättigten Fettsäuren mit Gliedern mit zwei, drei oder mehr Doppelbindungen. Es sind diese Fette, die in ihrem Bau an pflanzliche Öle erinnern. Bei Blattläusen kommen schließlich auch Fette vor, in denen kurzkettige Fettsäuren bis mit nur 4 Kohlenstoffatomen vorherrschen (Buttersäure  $\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$ ).

c) Die Abgabe von Fett in die Hämolymphe erfolgt bei Bedarf wahrscheinlich in Form von Diacylglycerinen (Diglyceriden) verbunden mit spezifischen Proteinen.

d) Auch der Abbau der Fettsäuren kann in den Fettkörperzellen durch in ihnen vorhandene Lipasen erfolgen, die die Esterbindungen der Glycerine spalten. Außerdem finden sich in ihnen auch Enzyme der Fettsäureoxydationsfolge, wobei zuerst unter Beteiligung von CoA die Verbindung der Fettsäure mit Carnitin zu Acylcarnitin erfolgen muß, einer wichtigen intrazellulären Transportform der Fettsäure, weil es die Mitochondrienmembran passieren kann. Das Carnitin wird fast von allen Tieren synthetisiert. Für einige Tenebrioniden ist es aber ein Vitamin, muß also von ihnen mit der Nahrung aufgenommen werden. Die langkettigen Fettsäuren werden schließlich zu Essigsäure ( $\text{H}_3\text{C}-\text{COOH}$ ) abgebaut.

#### 1.10.2.2.2. im Kohlenhydratstoffwechsel

a) Die Synthese von Glykogen, eines auch als «tierische Stärke» bezeichneten Reservestoffes, erfolgt in den Fettkörperzellen aus Glucosemolekülen, die ihnen über den Blutweg zugeführt werden, unter Vermittlung von Uridintriphosphat (UTP), dem Coenzym der Glykosidierung, über die Uridindiphosphatglucose (UDP-Glc). Die Bindung der Glucose an das Coenzym ist ein komplexer Vorgang. Zuerst wird durch eine Kinase aus Glucose und Adenosintriphosphat (ATP) Glucose-6-phosphat (+ Adenosindiphosphat = ADP) gebildet, das zu Glucose-1-phosphat umgelagert wird. Dieses reagiert enzymatisch mit UTP unter Bildung von «aktiver Glucose» (UDP-Glc), die durch Anlagerung zahlreicher Glucoseeinheiten die hochmolekulare und in ihrem Aufbau verzweigten Glykogen aufbauen kann (Fig. 97).

b) Die Synthese von Trehalose, des Blutzuckers der Insekten, erfolgt in den Fettkörperzellen durch eine ähnliche Reaktion. Hier tritt aber die «aktive Glucose» (UDP-Glc) mit einem zweiten Mol Glucose-6-phosphat zusammen und bildet Trehalose-6-phosphat, das durch ein spezifisches Enzym zu Trehalose dephosphoryliert wird. Die Trehalose wird dann in die Hämolymphe abgegeben (Fig. 97).

c) Ein für die Insekten wichtiger Entgiftungsmechanismus besteht in der Koppelung verschiedener Moleküle mit UDP-Glc im Fettkörper. Auf diesem Weg können giftige Verbindungen (z.B. Phenole), die durch den eigenen Stoffwechsel der Insekten entstanden sind oder aus der Umgebung absorbiert wurden, entgiftet werden. Bei den meisten anderen Tieren findet sich ein vergleichbarer Entgiftungsmechanismus durch die Koppelung mit Glucuronsäure zur Ausscheidung im Urin, während bei den Pflanzen ebenfalls eine Entgiftung durch Glucosidbildung möglich ist.

d) Der Abbau von Glykogen kann im Fettkörper durch eine Phosphorylase erfolgen, wobei ein Phosphatrest an jede von der Glykogenkette abgetrennte Glucose-Einheit gebunden wird.

#### 1.10.2.2.3. im Aminosäuren- und Proteinstoffwechsel

a) Der weitere Abbau der Aminosäuren, die durch die Hämolymphe in den Fettkörpern kommen, kann hier auf zwei Wegen erfolgen, entweder durch Transaminierung, wobei Transaminasen mit Pyridoxalphosphat als prosthetische Gruppe wirken, oder durch oxydative Desaminierung, wobei durch das Enzym Glutaminsäuredehydrogenase der Wasserstoff auf Nicotinamidadenin-dinucleotid (NAD) übertragen wird, also folgende Reaktion stattfindet:



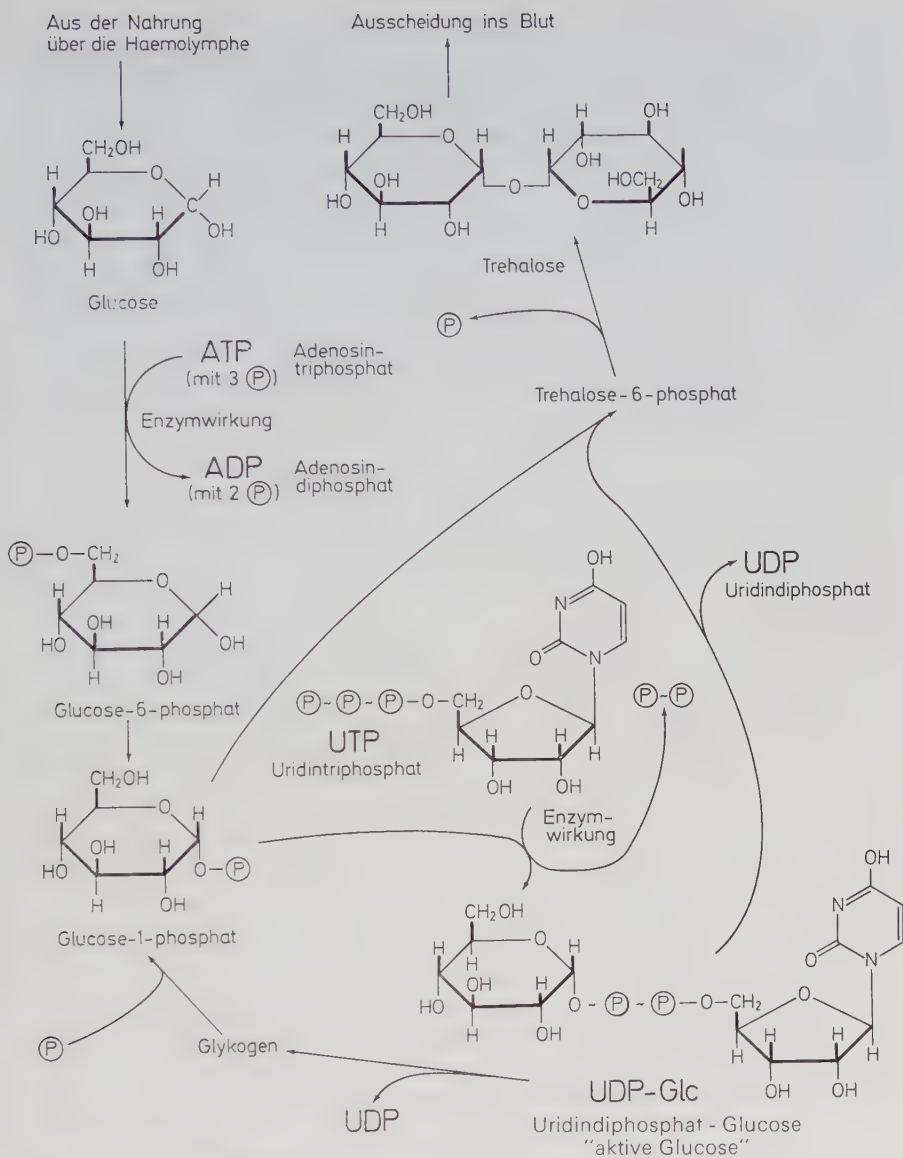


Fig. 97: Reaktionsschema für die Glykogen- und Trehalosesynthese im Fettkörper. (Nach GILMOUR, WATERHOUSE & DAY 1970).

b) Daneben kommen noch andere Enzyme vor, die unter anderem für die Synthese von Serin aus Glycin und Formarsäure und die Bildung von Glutamin aus Glutaminsäure und Ammoniak verantwortlich sind.

c) Schließlich können im Fettkörper Proteine synthetisiert, gespeichert und bei Bedarf wieder an die Hämolymph abgegeben werden. So ist er wahrscheinlich die Hauptquelle für den Eiweißeinbau in den Dotter der sich entwickelnden Eier.

#### 1.10.2.2.4. im Purinstoffwechsel

Die Synthese von Harnsäure (Fig. 98) erfolgt im Fettkörper, indem Kohlenstoff und Stickstoff verschiedenen Verbindungen wie Formarsäure, Glycin, Asparaginsäure usw. eingefügt werden. Ausgangspunkt der Reaktionen ist Ribose-5-phosphat und Endprodukt ist wahrscheinlich Inosin-5-phosphat (Inosinsäure). Daraus entsteht durch phosphorolytische Abspaltung der Ribose Hypoxanthin, das durch die Xanthinoxydase zu Xanthin und Harnsäure oxydiert wird. Der Fettkörper besitzt auch Enzyme, womit die Aminopurine Adenin (6-Amino-purin) und Guanin (2-Amino-6-hydroxy-purin) desaminiert werden können und über Hypoxanthin bzw. Xanthin Harnsäure ergeben. Die Purinkörper werden in der Fettkörperwand oder in den besonderen Uratzellen als Kristalle gespeichert (Orthopteroidea, Blattopteriformia) (Fig. 95, Uz), die bei den Collembolen (denen Malpighigefäße fehlen) schon gleich beim Schlüpfen aus dem Ei in der endgültigen Zahl vorhanden sind, also besondere Zellen des Fettkörpers darstellen. Während die einen Insekten Purin oder Harnstoff ausscheiden, wird er von anderen weiter abgebaut. Auch dafür finden sich Enzyme in den Fettkörpern. Die hauptsächlichsten Exkretionsorgane sind allerdings die Malpighigefäße (s. S. 101).

#### 1.10.2.2.5. im Pigmentstoffwechsel

Die Fettkörper mancher Insekten können eine kräftige gelbe Farbe zeigen, die von Carotinen herrührt, die mit pflanzlicher Nahrung aufgenommen und im Fettkörper gespeichert, vielleicht auch umgebaut werden. In ihm wird auch aus Tryptophan Kynure-

Ribose-5-phosphat

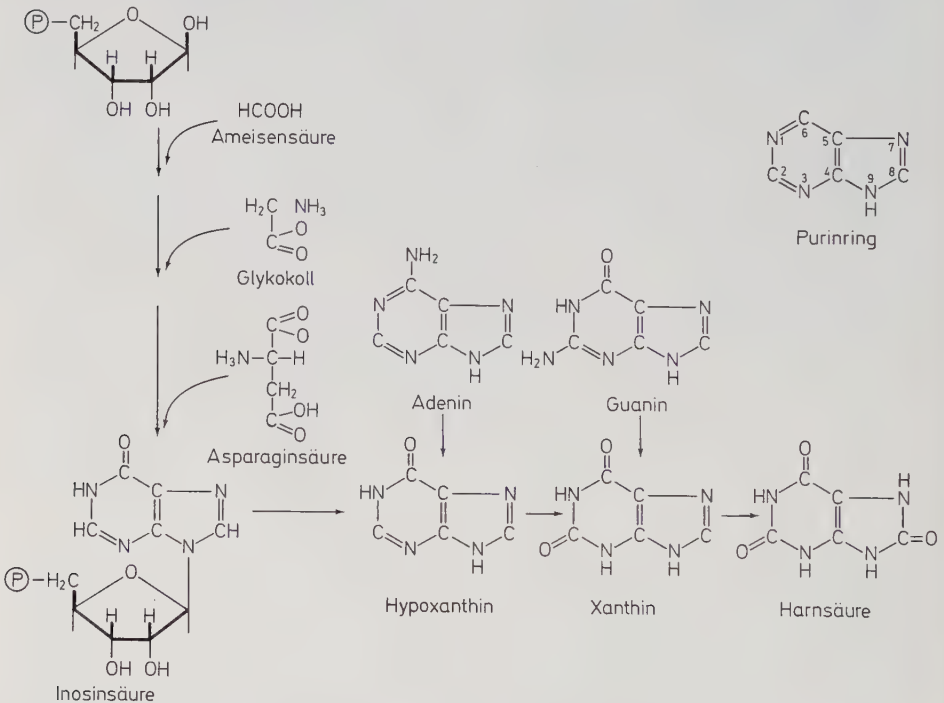


Fig. 98: Reaktionsschema für den Purinstoffwechsel im Fettkörper. (Nach GILMOUR, WATERHOUSE & DAY 1970).



nin, die Vorstufe für die Bildung der Ommochrome (S. 28) während der Larvenzeit gebildet und gespeichert (z.B. bei *Drosophila*), um dann nach der Verpuppung für den Aufbau der Ommochrome verwendet zu werden. Bei Schmetterlingen, die Ommochrome als Körperpigment haben, findet die vollständige Synthese im Fettkörper statt. Besonders bei melanistischen Formen ist dieses der Fall. Auch die Pterine, die immer mit Ommochromen zusammen auftreten, sind in den Fettkörpern reichlich vertreten und können wohl auch hier synthetisiert werden.

**Abkömmlinge des Fettkörpers** sind fast alle Leuchtorgane (Ausnahmen bei Dipterenlarven), s. S. 407 in denen auf nervöse Impulse hin unter Mitwirkung von Enzymen eiweißartige Stoffe, die Leuchtstoffe, oxydiert werden, wobei Energie in Form von sehr kaltem Licht frei wird, sowie die Myzetome (Fig. 95, Myc und S. 508) und vielleicht die Pigmentgewebe gewisser Insekten (S. 26).

1.10.2.3. Die **Pericardialzellen** (Fig. 92, PericZ) liegen ursprünglich zu beiden Seiten des Herzens im Pericardialsinus, auf oder zwischen den Fasern des dorsalen Diaphragmas, können aber auch im Herzlumen selbst (Heteroptera) und an der Aorta bis in den Kopf hinein (*Carausius*), ja auch verstreut im Körper auftreten (Phthiraptera). Sie sind rundlich, ein- oder meist zwei bis mehrkernig, enthalten Vakuolen, Vesikulae und Granula und bilden Haufen oder Stränge.

Die typischen Pericardialzellen entstammen dem Mesoderm wie die Fettzellen und sind vielleicht endokrine Drüsen, weil sie einen mit dem Häutungsrythmus gekoppelten Sekretionszyklus zeigen. Daneben werden sie auch als Nephrozyten angesehen, weil sie dem Blut kolloidale Stoffe (z.B. im Versuch karminsaures Ammoniak) zu entziehen, sie zu speichern und gegebenenfalls wieder abzugeben vermögen. Anders ausgedrückt, sie können durch Mikrophagozytose in den Stoffwechsel eingreifen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Pericardzellen sprechen gegen diese Nephrozytentheorie und eher für eine Funktion im intermediären Stoffwechsel der Proteinen. Auch sollen sie – allerdings nicht in allen Fällen – gesteuert vom Neurohormon D, einen herzbeschleunigenden Stoff produzieren können.

1.10.2.4. Auch die ausschließlich **endokrinen Drüsen**, die Corpora allata und Corpora cardiaca, die Ventral- und Prothorakaldrüsen (S. 133f.) können trotz ihrer ektodermalen Herkunft zu den Geweben der Leibeshöhle gerechnet werden.

1.10.2.5. Die **Önozyten** (Fig. 80, Oen) entstehen gleichfalls aus dem Ektoderm (des Abdomens), sind bereits in einem frühen embryonalen Stadium differenziert, können mit diesem in Verbindung bleiben und behalten dann ihre ursprüngliche, streng segmentale Anordnung und die Form von gewöhnlichen, vergrößerten oder versenkten Epidermiszellen. Häufig geben sie aber die Verbindung auf, haben dann stets rundliche Form und bilden meist ebenfalls segmental geordnete Ballen, die durch Tracheen in ihrer Lage gehalten werden, können aber auch vereinzelt zwischen den Fettkörperzellen (Hymenopteren) liegen oder z.T. als Önozytoide flotieren (Wasserwanzen).

Sie sind durch ein sehr dichtes, selten blasiges, zuweilen kristalloide Einschlüsse enthaltendes Plasma, kleine Kerne und oft durch einen ausgesprochen zyklischen Gestaltwechsel ausgezeichnet. Bei Heterometabolen entstehen während des Larvenlebens aus der Epidermis neue Önozyten, bei *Rhodnius* z.B. während jeder Larvenhäutung eine neue Önozytengeneration. Bei den Holometabolen dagegen gibt es höchstens eine larvale und eine imaginale Önozytengeneration. Die Funktion der Önozyten ist noch wenig geklärt und sicher nicht in allen Fällen und zu allen Zeiten gleich. Gesichert ist ihre Beteiligung am Aufbau der Kutikulin- und Wachslage der Epikutikula und der entsprechenden, wasserdichten Chorionlagen, sowie an der Bildung des Wachsdrüsensekrets (*Apis* z.B.). Vermutungsweise werden ihnen aber noch bedeutsamere Leistungen im Rahmen des Stoffwechsels

zugetraut: sie werden als «regulatorische Zellen» gedeutet, die das im Blut herrschende chemophysikalische Gleichgewicht durch Aufnahme und Abgabe von Stoffen aufrechterhalten, oder sie werden geradezu als «Organe des intermediären Stoffwechsels» bezeichnet. Ausnahmsweise dienen sie als Exkretspeicher, bei den Aphidinen z.B., bei denen sie die fehlenden Malpighigefäße ersetzen.

Ihr zyklischer Gestaltwechsel zur Zeit der Häutung – sie schwellen an und bilden Vakuolen aus, unmittelbar bevor die neue Kutikula ausgebildet wird, um dann wieder kleiner zu werden – spricht für eine sekretorische Rolle bei der Bildung der neuen Kutikula. Dafür spricht auch, daß sich ihr Zytoplasma mit Lipidfarben wie das Lipoprotein der Kutikula färbt. Bei den Imagines steht ihre sekretorische Tätigkeit vielleicht in Zusammenhang mit der Bildung der Eischale.

1.10.2.6. Das Bindegewebe wurde bereits früher besprochen (S. 47).

## **1.11. Die inneren Geschlechtsorgane**

Die inneren Geschlechtsorgane setzen sich aus den Gonaden (Keimstöcken) und den Geschlechtswegen zusammen, deren Aufgabe die Ausleitung der in den Gonaden herangebildeten Keimzellen (Geschlechtszellen) ist. Dazu kommen noch die auf S. 77 und 78 besprochenen äußeren Geschlechtsorgane. An der Bildung der inneren Geschlechtsorgane sind Meso- und Ektoderm beteiligt; das erstere nimmt die Urgeschlechtszellen (S. 196), sofern sie nicht von ihm erst gebildet werden, in Verdickungen der medialen Wände der Coelomsäckchen auf, die bei den Pterygoten frühzeitig, meist mit der Ausbildung der Leibeshöhle die segmentale Anordnung aufgeben und sich zu längslaufenden paarigen Genitalleisten (Geschlechtsleisten) umbilden (Fig. 103a). Von ihnen oder, bei Dipluren und Machiliden, von den immer noch segmental gegliederten Gonadenanlagen aus wächst nach rückwärts je ein anfangs solider, später röhrenförmiger mesodermaler Strang, der Genitalstrang (GStr).

### **1.11.1. Die männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 99)**

**1.11.1.1. Geschlechtswege.** Beim Männchen heften sich die Genitalstränge mit je einer mesodermalen Endverdickung, der Terminalampulle, am Hinterrand des 9. abdominalen Sternums an. Paarige Geschlechtsöffnungen bilden sich auf diese Weise aber nur bei Ephemeropteren. Im typischen Fall rücken die Ampullen etwas nach vorn und gehen eine offene Verbindung mit einer ihnen entgegengewachsenden unpaaren Einstülpung des Ektoderms ein. Diese wird zu einer mit kutikularer Intima ausgekleideten und mit einer Muskelschicht versehenen Epithelröhre, dem Ductus ejaculatorius (D.ej), dessen Ausmündung die Geschlechtsöffnung bildet (S. 78). Paarig bleiben dagegen die Genitalstränge, aus denen sich der größere Teil der mesodermalen, in den Ductus mündenden Samenleiter (Vasa deferentia, Vd) bildet.

Die Grenze zwischen Ekto- und Mesoderm fällt allerdings nicht genau auf die Gabelungsstelle, gewöhnlich ist noch ein Teil der Samenleiter ektodermalen Ursprungs, und auch die Anhangsdrüsen (Fig. 99a, ADr), die an den letzteren häufig vorkommen, können vom Ekto- oder Mesoderm abstammen (Ektadenien, Mesadenien). Nicht selten

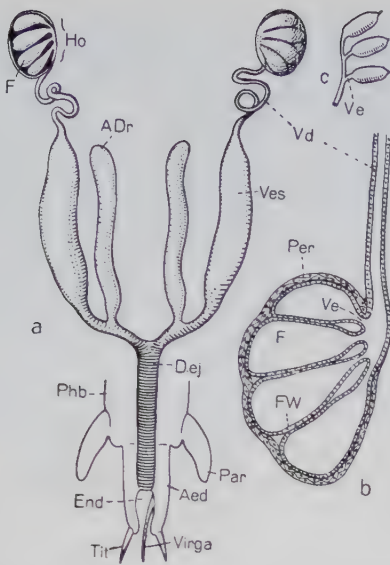


Fig. 99: Grundschema der männlichen Geschlechtsorgane. a Dorsalansicht: Hodenfollikel mit gemeinsamer Peritonealhülle, ein Hoden und die äußeren Geschlechtsorgane längs angeschnitten. b Frontalschnitt durch einen Hoden, nur die Wandschichten dargestellt. a und b verändert nach SNODGRASS. c Schema eines Hodens mit getrennten Follikeln.

ADr = Anhangsdrüse, Aed = Aedeagus, D.ej = Ductus ejaculatorius, End = Endophallus, F = Follikelwand, Ho = Hoden, Par = Paramere, Per = Peritonealhülle, Phb = Phallobasis. Tit = Titillator. Vd, Ve = Vas deferens (Samenleiter), V. efferens.

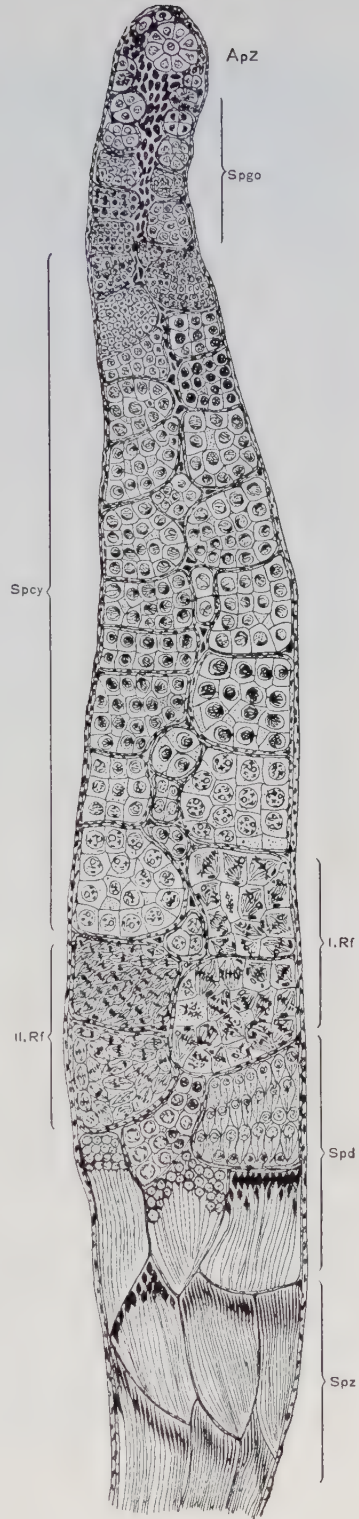


Fig. 100: Schematischer Längsschnitt durch einen Hodenfollikel (Acridiide). (Aus SCHRÖDERS Handbuch nach DEPDOLLA).

ApZ = Apikalzelle, umgeben von Urspermatogonien, Spgo = Zone der Spermatogonien (Einschluß in Spermatozyten), Spcy = Zone der Spermatozyten, I.Rf = Zysten mit Spermatozyten in der ersten, II.Rf = der zweiten Reifungsteilung, Spd = Zone der Spermatiden, Spz = Zone der Spermien.



sind die Samenleiter zu einer unpaaren oder zu einem Paar von Samenblasen erweitert (Vesiculae seminales, Ves), die die männlichen Keimzellen, die Spermien, samt der von den Anhangsdrüsen gelieferten Samenflüssigkeit speichern. Samenpumpen kommen nur bei abgeleiteten Formen (Homopteren, Mecopteren, Dipteren) als Differenzierungen der Wand des Ductus ejaculatorius vor (Fig. 199d, SP).

1.11.1.2. Die männlichen Gonaden, die paarigen **Hoden** (Testes), bestehen im typischen Fall aus einseitig kammförmig angeordneten, mit kurzen, stielartigen Gängen, den Vasa efferentia (Fig. 76b und c, Ve), in die Samenleiter mündenden schlauch- bis kugelförmigen Follikeln, deren Zahl sehr verschieden sein kann.

Ist nur ein Follikel vorhanden, so ist der Hoden unifollikulär und dann meist schlauchförmig (Fig. 192a), seltener kugel- bis birnförmig (Fig. 237c, Ho). Münden viele Follikel allseitig in den Samenleiter, so entsteht der trauben- bis büschelförmige Hoden. Die Follikelwand wird von einer mesodermalen Epithellage gebildet; um sie herum legt sich eine meist lebhaft pigmentierte (Ommatine sind nachgewiesen) Peritonealhülle, die alle Follikel eines Hodens zu einer Masse vereinigen (Fig. 99b, Per) oder sogar als «Scrotum» beide Hoden umgeben kann.

1.11.1.3. In den Follikeln erfolgt die Bildung der Spermien, die **Spermatogenese**, von den männlichen Urgeschlechtszellen aus, die, im typischen Fall um eine vermutlich als Nährzelle dienende Apikalzelle (Fig. 100, ApZ) rosettenförmig geordnet, im Apikalteil des Follikels in Gesellschaft von somatischen, mesodermalen Zellen liegen und von diesen, während sie nach und nach basalwärts rücken, mit einem epithelialen Zellmantel umgeben werden. Die so entstehenden Spermatozyten, deren Bildung schon in frühen Larvenstadien einsetzt, werden immer umfangreicher, denn die Urgeschlechtszellen, die Urspermatogonien, machen in ihnen eine Folge von 6–8 Vermehrungsteilungen durch, in deren Verlauf eine entsprechende Anzahl von Spermatogonien (Spermiogonien-)generationen entsteht, bis endlich nach der letzten Vermehrungsteilung (Fig. 101, 1, 2) Spermatozyten 1. Ordnung entstanden sind.

1.11.1.3.1. Diese Vermehrungsteilungen bilden den ersten Teil der **Spermatozytogenese**. Sie sind durchweg Äquationsteilungen, d.h. jede Spermatozyte 1. Ordnung enthält den auch die (nicht polyploiden, S. 265) somatischen Zellen kennzeichnenden diploiden Chromosomensatz. An die letzte Vermehrungsteilung schließt sich die Meiosis an, wobei durch zwei rasch aufeinanderfolgende Reifungsteilungen die Chromosomenzahl haploid, d.h. auf die Hälfte herabgesetzt wird (Fig. 101, 3–11):

Zu Beginn der Reifungsperiode erscheinen die Chromosomen als lange, dünne, gewundene Fäden, deren Enden dem Pol des Kerns zustreben, an dem das Zentrosom liegt (Leptotänstadium, 3.). Während die Zusammensetzung der Chromosomen aus Chromomeren erkennbar wird, legen sich zuerst die Enden der zu einem Paar des diploiden Satzes gehörigen Chromosomen zusammen und vereinigen sich nahe dem Zentrosom (Zygotän, 4.). Allmählich vollzieht sich die Annäherung der Paarlinge in deren ganzer Länge, die homologen Chromomeren liegen einander genau gegenüber und die Chromosomen verkürzen und verdicken sich (Pachytän, 5.). In diesem Stadium der Parallelkonjugation verharren sie einige Zeit, jetzt oder schon früher zeigt sich an jedem Chromosom ein Längsspalt, so daß jedes Paar aus vier Strängen aufgebaut erscheint (Tetradenbildung, Vierstrangstadium). Dann verkürzen die Paarlinge sich weiter, bleiben aber, häufig umeinandergewunden. Schließlich öffnen sich die Tetraden, werden aber an mehreren Stellen durch Verklebungs- und Überkreuzungsstellen (Chiasmata) zusammengehalten (Diplotän, 6.). Die Bildung der Chiasmata wird durch ein zytologisches crossing-over (s. S. 264) eingeleitet.



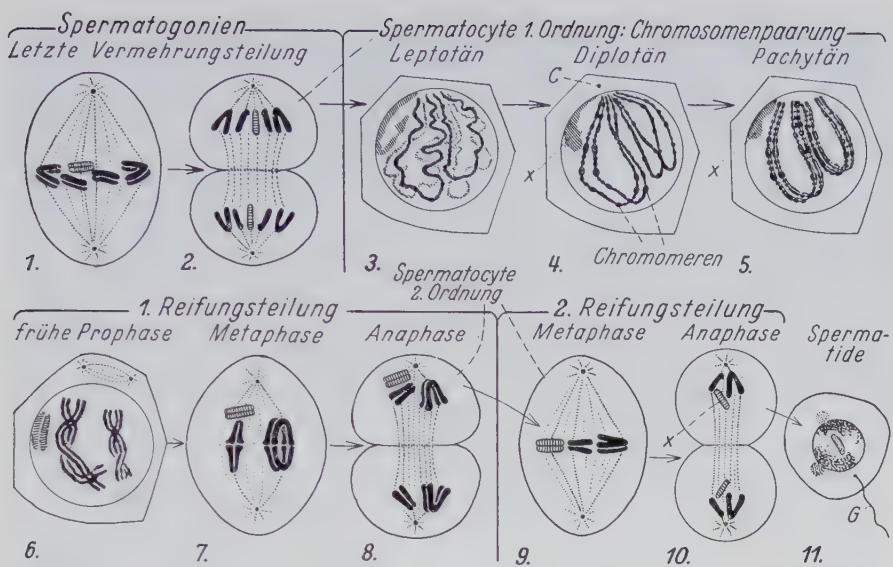


Fig. 101: Schema der Spermatozytogenese, im wesentlichen nach den bei Saltatorien vorliegenden Verhältnissen, nur zwei Chromosomenpaare und ein X-Chromosom (schraffiert) dargestellt.

Leptotän, Zygotän, Pachytän und Diplotän = Stadien der meiotischen Prophase. - C = Zentrosom, Zentriol, G = Schwanzgeißel. Weitere Erklärungen siehe Text.

Zu Beginn der Metaphase (7.) liegen die Tetraden in die Äquatorialplatte eingeordnet. In der Anaphase (8.) rücken dann zwei Chromatiden nach dem einen, die beiden anderen und das x-Chromosom nach dem entgegengesetzten Spindelpol. Die erste Reifungsteilung ist in Fig. 101 als Reduktionsteilung dargestellt. Die nunmehr haploide Spermatocyte 2. Ordnung (Präperm(at)ide) macht dann die zweite Reifeteilung durch (9.-11.), deren Ergebnis die Spermatiden (Spermiden) sind, von denen je vier aus einer Spermatocyte 1. Ordnung entstehen. Die zweite Reifeteilung ist in Fig. 101 als reine Äquationsteilung eingezeichnet. In Wirklichkeit scheint sich die Chromosomenreduktion meist in komplizierter Weise auf beide Reifeteilungen zu verteilen. Auch kann Chromosomenpaarung ohne Chiasmatabildung stattfinden, was wegen des Fehlens von crossing-over von genetischer Bedeutung ist, so bei höheren Dipteren (mit Ausnahme der Phoridae), einigen Nematoceren (z.B. Mycetophilidae, Bibionidae), *Panorpa*, afrikanischen Eumasticidae (Feldheuschrecken) und Mantidengattungen. Bei anderen Insekten kann die Chiasmatabildung in verschiedener Weise lokalisiert sein, wodurch eine Richtung und Beschränkung genetischer Rekombinationen erreicht wird.

1.11.1.3.2. Die Spermatohistogenese ist die Ausgestaltung der haploiden, also den Kernverhältnissen nach reifen Spermatide mit ihrem umfangreichen Plasmakörper und lockeren Kern (Fig. 102, 1) zum fertigen Spermium (Spermatozoon), das bei den Insekten in der Regel flagellatenförmig ist.

Geißellose Spermatozoen, wie sie bei der höheren Termite *Macrotermes bellicosus* nachgewiesen wurden, lassen sich auf begeißelte Spermatozoen zurückführen. So haben die der ursprünglicheren Termite *Kaloterme flavicollis* 2 Geißeln.

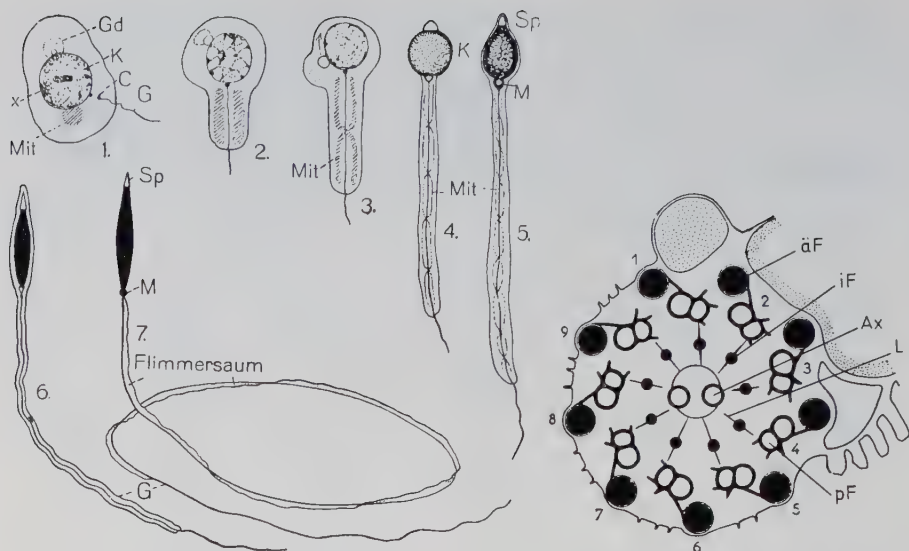


Fig. 102: Schema der Spermatohistogenese. (Nach DEPDOLLA vereinfacht aus WEBER). Anschluß an Fig. 101. 1 Spermatide, 7 fertiges Spermium, 2-6 Zwischenstufen. – 8 elektronenmikroskopischer Querschnitt durch die Spermatozoengeißel von *Marcoglossum*, schematisch. (Aus GRASSÉ: Allgemeine Biologie Bd. 2).

G = Schwanzgeißel, Gd = Golgiapparat und Acroblastenblase, K = Kern, M = Mittelstück, Mit = Mitochondrienmasse, Sp = Spitzenteil. In 8: Ax = axiales Fibrillenpaar, äF = äußere und iF = innere Fibrillen, L = Lamelle, die die Fibrillen miteinander verbindet, pF = peripheres Fibrillenpaar.

Der Kern liefert unter starker Verdichtung die Hauptmasse des Spermienkopfes. Das vor ihm gelegene Spitzenstück (Fig. 102, Sp) enthält das Acrosom, eine Bildung des Golgiapparates. Das auf den Spermienkopf folgende Mittelstück (Fig. 102, M) enthält das Zytozentrum (Zentriol, Zentrosom) und die Mitochondrien, in denen die gesamte enzymatische Ausstattung der Zelle beibehalten wird, je mehr sich das Plasma zurückzieht. Durch Aneinanderlagerung und Verschmelzung von Mitochondrien können Riesenochondriosphären entstehen (Fig. 103), die früher als Nebenkern bezeichnet wurden. Das Plasma bildet schließlich die Schwanzgeißel, die vielfach einen Flimmersaum besitzt und dem Spermatozoon Eigenbeweglichkeit verleiht. Wie fast bei allen anderen untersuchten Tiergruppen besteht die Geißel aus einem axialen (Fig. 102, 8, Ax) und 9 regelmäßig im Kreis darum angeordneten Fibrillenpaaren (pF), die durch strahlenförmige Lamellen (L) mit den beiden Axillarfibrillen verbunden sind. Bei der im Querschnitt dargestellten Spermatozoengeißel des Taubenschwänzchens (*Macroglossum*) sind die peripheren Fibrillenpaare (1-9 offene Kreise) noch von einem zusätzlichen inneren und äußeren Fibrillenkranz (schwarz gefüllte Kreise) begleitet (Fig. 102, 8). Die fertigen Spermien liegen regelmäßig gebündelt in ihrer Zyste und bleiben zuweilen auch nach deren Zerstörung als Spermiozeugmen (Spermiodesmen) mit den Kopfenden vereint. Meist aber schwimmen sie einzeln im flüssigen Sekret der Anhangsdrüsen oder werden von einem erhärtenden Sekret eingeschlossen und können so als flüssiges Sperma bzw. als Spermatophore übertragen werden (s. S. 271).

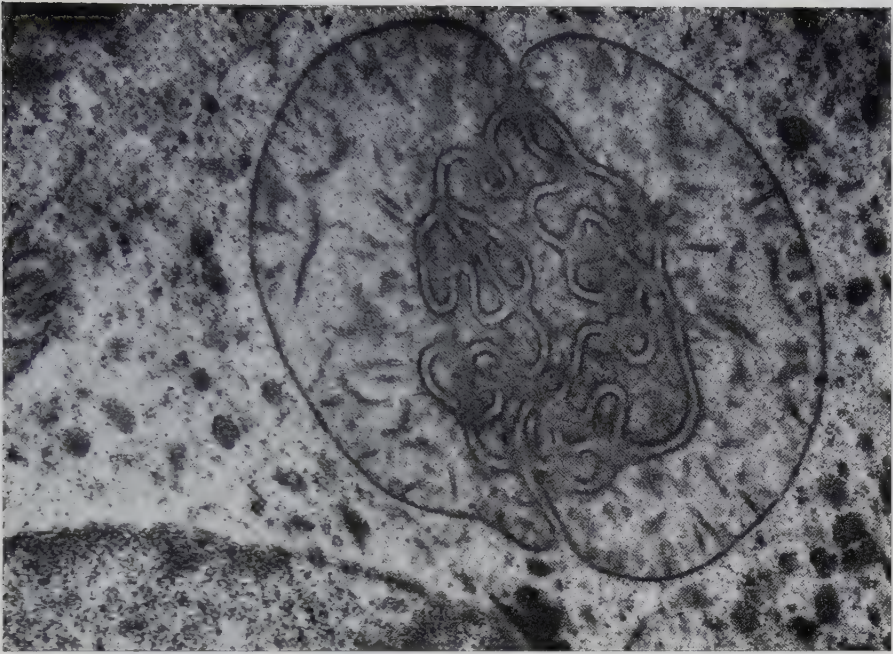


Fig. 103: Riesenchondriosphäre, die durch Aneinanderlagerung und Verschmelzung von Mitochondrien im Laufe der Spermiogenese von *Locusta migratoria migratorioides* entstanden ist. Vergr. 23 000  $\times$ . (Foto P.P. GRASSÉ aus GRASSÉ Allgemeine Biologie Bd. 2).

Bei den Lepidopteren treten neben den normalen Spermatozoen auch atypische Gameten auf, die meistens keine Chromosomen enthalten (apyrene Spermatozoen). Im vorderen Teil haben sie ein einziges Zentrosom. Eine einzige, innere Geißel durchläuft den Spermakörper.

### 1.11.2. Die weiblichen Geschlechtsorgane

**1.11.2.1. Geschlechtswege.** Auch beim Weibchen bilden die Genitalstränge Terminalampullen, doch heften sich diese am Hinterrand des 7. Sternums fest (Fig. 104a, TA). Paarige Geschlechtsöffnungen (p) bilden sich aber (an dieser Stelle) wiederum nur bei den Ephemeroptera (Fig. 104b), die Regel ist auch beim Weibchen die Bildung unpaarer Ausmündungen, doch liegen die Verhältnisse viel verwickelter als beim Männchen. Wieweit man dabei von der ontogenetischen «Herstellungsweise» auf die stammesgeschichtliche Entwicklung der Teile schließen darf, bleibt noch zweifelhaft. Jedenfalls kommt es während der Jugendentwicklung zur Bildung ektodermaler, unpaarer, taschen- oder rinnenförmiger Mündungsanlagen ( $A_{1-3}$ , Fig. 104c) am 7., 8. und 9. Sternum. Alle drei Anlagen können sich am Aufbau der Geschlechtswege beteiligen, aus allen drei Mündungen können Geschlechtsöffnungen werden, wenn auch im Höchstfall nur zwei erhalten bleiben. Dem allem nach zeigen also die weiblichen Geschlechtswege in der Ontogenese eine segmentale Gliederung, die allerdings später verwischt wird.



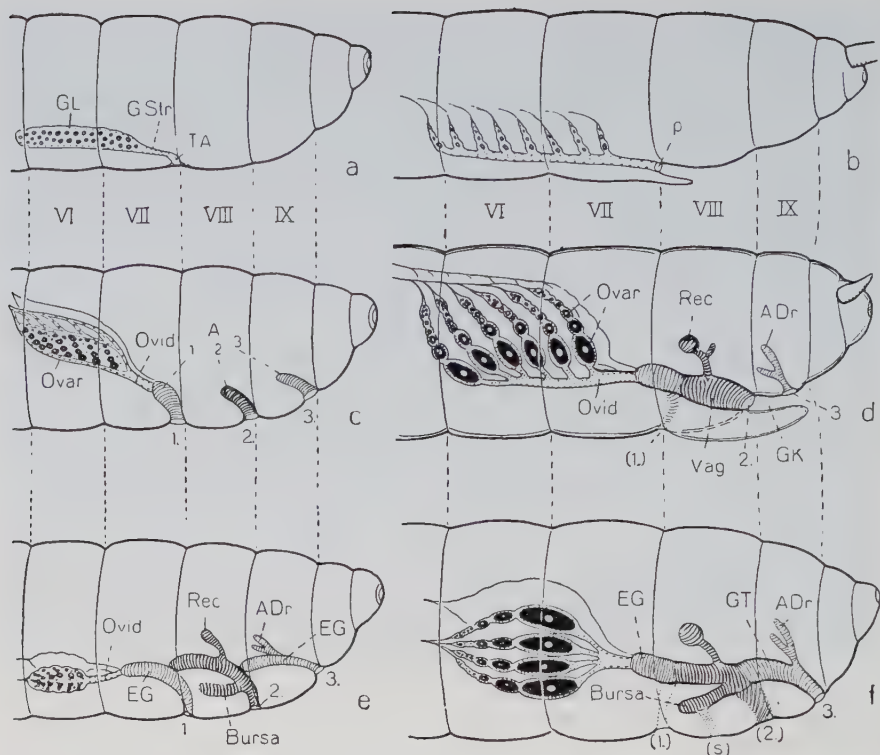


Fig. 104: Schemata der Entwicklung und der Haupttypen der weiblichen inneren Geschlechtsorgane.

a Ausgangsstadium, die mesodermalen Anlagen der Geschlechtsorgane darstellend; b der davon abgeleitete paarige Geschlechtsapparat der Ephemeroptera. c Die Ausbildung von drei unpaaren ektodermalen Mündungsanlagen ( $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ ) und dreier Geschlechtsöffnungen (1., 2., 3.), Beginn der Ausbildung eines kammförmigen Ovars. d **Orthopteroider Bautyp**, kammförmiges Ovar, Geschlechtsöffnung am 8. Segment; Genitalkammer eingezeichnet. e, f Die weiteren Möglichkeiten der Ausgestaltung der Geschlechtswege und das büschelförmige Ovar in der Anlage (e) und im fertigen Zustand (f). GT, EG hinten in e = Genitaltasche. Näheres im Text. Geschlechtszellen schwarz mit weißen Kernen, mesodermale Teile weiß mit eingezeichneten Kernen, ektodermale Teile schraffiert, die Mündungsanlage des 8. Segments am dunkelsten. Rückgebildete oder nicht regelmäßig vorhandene Öffnungen durch eingeklammerte Ziffern oder Buchstaben bezeichnet, die Segmentierung des Abdomens stark schematisiert, Segmente mit römischen Ziffern bezeichnet. Abkürzungen s. Text. Ovid = Ovidukt (Eileiter). In d unter GK das überstehende 8. Sternit (Subgenitalplatte).

Als einfachster Typus kann der in Fig. 104d dargestellte Fall betrachtet werden, der meist in Verbindung mit orthopteroiden Legeapparaten, z.B. bei den Orthopteroiden, den Hymenopteren, den meisten Hemipteren, aber auch bei Neuropteroidea und den Dipteren, verwirklicht ist. Hier bildet die Anlage des 8. Segments an dessen Hinterrand (2.) die bleibende Geschlechtsöffnung und den ihr zunächst liegenden Teil der Geschlechtswege, die Vagina (Vag). Diese setzt sich nach innen in den Eiergang (EG) fort, der aus der Anlage des 7. Segments entsteht, aber die



Verbindung mit der Oberfläche höchstens in ganz seltenen Fällen (Raphidioptera) aufrechterhält. Sonst mündet der Eiergang, der die Eileiter (s. unten) aufnimmt, nur durch die Vagina nach außen, an deren Wand oft Anhangsdrüsen (meist Kittdrüsen) und regelmäßig ein unpaares, meist gestieltes Receptaculum seminis (Rec, Spermatheca, seltener in Mehrzahl) als Ausstülpungen entstehen. Die Geschlechtsöffnung kann durch mehr oder minder ausgeprägtes Überstehen der Subgenitalplatte (8. Sternum) in die Tiefe verlegt werden unter Bildung einer Genitalkammer (GK), in die als Abkömmlinge der Anlage des 9. Segments paarige oder unpaare Anhangsdrüsen (ADr) münden. Sie dürfen nicht mit den vaginalen Drüsen verwechselt werden, obwohl sie, wie diese, häufig als Kittdrüsen arbeiten. Auch das Receptaculum mündet zuweilen für sich in die Genitalkammer.

Die wichtigsten weiteren Möglichkeiten der Ausgestaltung der Geschlechtswege sind aus Fig. 104e, f zu entnehmen. Zunächst kann sich an der Vagina, meist als ventrale Ausstülpung, eine Begattungstasche oder Bursa copulatrix ausbilden. Dann kann die Anlage des 8. Segments (2.) wie die des 7. (1.) die Verbindung mit der Oberfläche aufgeben und dafür die Anlage des 9. Segments, nach vorn wachsend und mit der Vagina verschmelzend, als Genitaltasche (GT) eine am 9. Segment gelegene Geschlechtsöffnung bilden (3.). Dieser Fall kommt niemals bei Formen mit orthopteroidem Legeapparat vor, stellt also zweifellos eine sekundäre Erwerbung dar. Er findet sich z.B. bei den Coleopteren, bei denen es zu einer Verdoppelung der Geschlechtsöffnung durch Ausbildung einer atypischen Bursa am 9. Segment kommen kann, und, in etwas anderer Form bei den Lepidopteren, bei denen häufig durch Verbindung der typischen Bursa mit der Oberfläche eine sekundäre Geschlechtsöffnung (Fig. 104f, s) entsteht (Fig. 229, S. 394).

Sämtliche bisher geschilderten Teile sind, ihrer Herkunft gemäß, mit einer oft stellenweise recht dicken kutikularen Intima ausgestattet und mit einer verschieden stark ausgeprägten Wandmuskulatur versehen. Die letztere setzt sich auch auf die paarigen Eileiter (Ovidukte) fort, an deren Bildung sich das Ektoderm neben den Genitalsträngen beteiligt.

1.11.2.2. An den Eileitern sitzen die paarigen weiblichen Gonaden, die Eierstöcke (Ovarien) in Gestalt zahlreicher Eiröhren, die im typischen Fall als ein Überbleibsel des ursprünglich segmentalen Aufbaus des Eierstocks (z.B. bei *Japyx*, Fig. 104b, erhalten) eine einfach kammförmige Anordnung zeigen (Fig. 104b, d).

Wie die letztere durch Reihenbildung der Geschlechtszellen innerhalb der einheitlichen mesodermalen Ovaranlage entsteht, zeigt Fig. 104c, aus der auch die Ausbildung der Aufhängevorrichtung des Ovars ersichtlich ist. Andere Ovartypen sind das doppelt kammförmige, das traubige und das besonders häufige büschelförmige Ovar (Fig. 104f), bei dem die Eiröhren dicht nebeneinander in das erweiterte Ende des Eileiters münden. Zum dierotischen Ovar s. unten.

Die Eiröhren (Ovariolen, Fig. 105) bestehen aus einem schlanken dehnbaren Stiel, der die fertigen Eier in den Eileiter durchläßt, aus dem Vitellarium, dem Germarium (Endfach) und dem Endfaden (Terminalfilum).

Die Endfäden heften sich entweder einzeln oder (meist) vereint und mit denen des gegenüberliegenden Ovars zu einer Aufhängevorrichtung verwachsen an der Körperwand, im Fettkörper oder am dorsalen Diaphragma an. Selten fehlen sie ganz.

Alle Teile der Eiröhre werden von einer feinen mesodermalen Peritonealhülle umgeben, der im Endfach eine dünne Schicht von Mesodermzellen anliegt. Im übrigen wird das Endfach von den Urgeschlechtszellen bzw. deren Abkömmlingen ausgefüllt, nach deren weiterem Verhalten man folgende Ovariolentypen unterscheiden kann:

Die primitive Ovariole ist **panoistisch** (Fig. 105 a), d.h. das Endfach enthält nur aus Urgeschlechtszellen durch Äquationsteilungen entstandene Keimzellen (Oogonien), aus denen wiederum durch mehrfache Teilungen Eizellen (Oozyten) werden. Diese wandern basalwärts und gelangen in das Vitellarium, wo sie sich hintereinander ordnen und jeweils ringsum von einem Zylinderepithel, dem Follikel­epithel, umgeben werden, das aus den Mesodermzellen der Germariumwand entsteht und mit je einer Eizelle zusammen eine Eikammer bildet.

In der **meroistischen** Ovariole entstehen aus den Urgeschlechtszellen außer Eizellen Nährzellen, die entweder, bei der polytroph­en Ovariole (b), zu mehreren mit je einer Eizelle ins Vitellarium rücken und so zwischen den Eikammern Nährkammern bilden, oder, bei der telotroph­en Ovariole (c), im Endfach bleiben und die Verbindung mit den Eizellen, die im Vitellarium heranwachsen, durch Nährstränge aufrechterhalten. In beiden Fällen sind die Follikel auf der dem Germarium zugekehrten Seite nicht vollkommen geschlossen, und die Nährzellen sind hochgradig polyploid (Polyploidiestufe mindestens 2<sup>9</sup>, bei *Musca* z.B. ist  $n = 512$  und höher).

Bei den **atypischen Eierstöcken**, die unter dem Namen dieroistische Ovarien zusammengefaßt werden, aber der Abkunft nach uneinheitlich sind, kann man keine eigentlichen Eiröhren unterscheiden.

1.11.2.3. Die **Eibildung** (Oogenese) beginnt, wie erwähnt, im Germarium mit Vermehrungsteilungen der Oogonien, aus denen entweder nur Eizellen (Oozyten) oder Eizellen und Nährzellen entstehen. Die Eizellen machen dann im Vitellarium die Wachstumsphase durch, die zu einer außerordentlichen Vergrößerung des Zellkörpers der Oozyte sowohl durch Aufnahme von Dotter als auch durch vermehrte Zytoplasmabildung führt (z.B. bei *Drosophila* in 3 Tagen auf das 100 000fache ihres Anfangsvolumens).

Während der Wachstumsphase müssen also der Eizelle große Mengen von Nährstoffen zugeführt werden, die teils zum Aufbau des Ooplasmas (Bildungsplasma) verwendet, teils diesem als Nahrungsdotter (Deutoplasma) eingelagert werden (s. S. 180). Bei der panoistischen Eiröhre entziehen die Follikelzellen dem Blut die nötigen Nährstoffe und geben sie unter dem Bild einer apokrinen (tropfenförmigen) Sekretion an das Ei ab; für die Zytoplasmasythese wird die dafür nötige RNS nicht durch Polyploidisierung aller Chromosomen erzeugt, sondern dadurch, daß seitlich an einigen Chromosomen randständige, RNS und zahlreiche RNS-haltige Nukleolen enthaltende Schlaufen auftreten, die bei den Reifeteilungen im Zytoplasma liegen bleiben, sich also nicht an die Reifungsspindeln anhängen. Bei den meroistischen Ovariolen ermöglicht eine gewaltigere Plasmasynthese die RNS, die ständig von den polyploiden Nährzellen gebildet wird und durch die Zytoplasmabrücken in die Oozyten einwandert, deren eigener Kern daran nicht teilnimmt. Zuletzt fließt das Plasma aller Nährzellen in die Oozyte ein, zahlreiche RNS-haltige Ribosomen mitführend. Zum Schluß bildet die äußerste Ooplasmaschicht eine Dotterhaut (Membrana vitellina) aus, während dem Follikel­epithel, das dem starken Wachstum des Eies durch zahlreiche, oft rein amitotische Zellteilungen gefolgt war, als letzte Tätigkeit die Abscheidung einer zweischichtigen kutikularen, aber chitin­freien Eischale, des Chorions zufällt.

Die äußere, dickere Schicht, das zuweilen wiederum zweischichtige Exochorion, ist in der Hauptsache aus Lipoproteinen aufgebaut. Das dünnere Endochorion ähnelt chemisch und seiner Schichtung nach der Epikutikula, es trägt als innerste Lage eine Wachsschicht, die die Eischale wasserdicht macht, aber möglicherweise nicht vom Follikel­epithel, sondern vom Ei selbst gebildet wird und dann, streng genommen, nicht zum Chorion gezählt werden darf (andere Hüllenbildungen s. S. 192, 198). An seiner Außen-

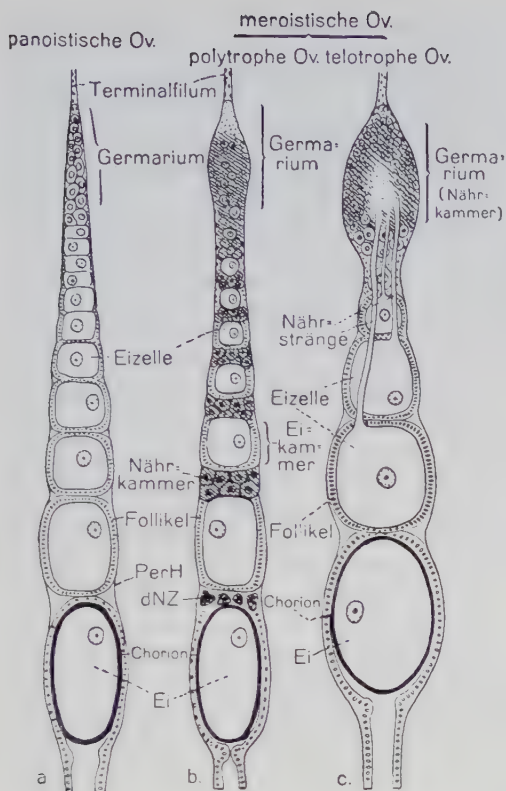


Fig. 105: Die drei wichtigsten Ovariolen-  
typen im Längsschnitt. (Aus WEBER).  
dNZ = degenerierte Nährzellen, PerH =  
Peritonealhülle.



Fig. 106: Befruchtung und  
Eireifung bei *Drosophila*,  
Schema, Längsschnitt durch  
das Ei (s. Text).

fläche ist das Chorion glatt, gefeldert oder sonstwie skulpturiert, es bildet vielfach Anhänge oder Fortsätze, die dem Gasaustausch (Atemaufsätze Fig. 256c, 232e) oder dem Wassergewinn (Hydropylen, S. 201) oder der Befestigung des Eies dienen (Fig. 232b-d). Regelmäßig finden sich, meist am vorderen Pol des Eies, in Ein- oder Mehrzahl verdünnte Stellen oder Durchbohrungen des Chorions, die Mikropysten, die als Durchtrittspforten für die Spermien dienen. Sie entstehen aus den Plasmabrücken, durch die die Eizelle mit den Dotterzellen in Verbindung steht.

Nach der Ausbildung des Chorions ist das Ei legereif, der Follikel platzt, das Ei tritt durch den Ovariolenstiel, der vorher von einem Epithelpfropf verschlossen war, in den kontraktile Eileiter und von da weiter in den ektodermalen Teil der Geschlechtswege, deren Wandmuskulatur vollends für das Auspressen sorgt. Die Zellen des geplatzten Follikels gehen, ebenso wie bei der polytrophon Eiröhre die Nährzellen der zur letzten Eikammer gehörigen Nährkammer, unter Fett- und Pigmentbildung als Corpus luteum zugrunde und werden z. T. resorbiert, z. T. (Nährzellenreste, Fig. 105 b, dNZ) ausgestoßen. Der leere Teil des Vitellariums zieht sich dabei zusammen, die nächste Eizelle rückt an den Ovariolenstiel heran.

1.11.2.4. Während des Durchtritts des legefertigen Eies durch die Vagina findet im typischen Fall (s. S. 271) die Besamung statt und es beginnt gleichzeitig die **Eireifung**. Ein kleiner Teil der Spermien, die bei der Kopulation in das Receptaculum gelangten (S. 271), wird beim Vorbeigleiten des Eies an der Mündung des Receptaculum durch Muskel- oder Blutdruck ausgepreßt. Chemotaktisch angezogen erreichen sie die Mikropyle und dringen, gewöhnlich zu mehreren, durch sie in das Ei ein. Unterdessen hat der Eikern, der das mächtige Wachstum des Zellkörpers nur in geringem Maß mitgemacht hat, sein Chromatin zu Chromosomen geordnet, und während die Spermien durch den Dotter vordringen und das erste von ihnen sich dem Eikern nähert, macht dieser die beiden Reifungsteilungen durch, in deren Verlauf vier weibliche haploide Kerne entstehen (Fig. 106, 1.-3.). Nur einer von ihnen bleibt als weiblicher Vorkern (♀V) erhalten, die drei anderen gehen in der Regel (vgl. S. 276) als Richtungskerne (abortive Eier, RK) zugrunde. Das erste Spermium (die anderen gehen zugrunde) hat inzwischen die Schwanzgeißel abgeworfen (2.), das Mittelstück ist zu einem Zentriol geworden, der Kopf hat sich in einen (haploiden) männlichen Vorkern (♂V) verwandelt (3.), der nun mit dem weiblichen zu einem diploiden Kern verschmilzt (**Befruchtung**). Dieser schickt sich sofort zur ersten Furchungsteilung (Äquationsteilung) an (4.), wobei das männliche Zentriol, das sich geteilt hat, die Bildung der Kernspindel veranlaßt. Jede Furchungszelle erhält also einen diploiden Chromosomensatz, der aus je einem väterlichen und mütterlichen haploiden Satz zusammengesetzt ist.

Beispiel für die zytologischen Vorgänge bei der Befruchtung: Bei Schmetterlingen (z.B. *Bombyx mori*) beginnt die 1. Reifeteilung im Ei bereits vor dem Verlassen der Eiröhre und vor dem Eindringen der Spermatozoen mit einer Mitose ohne Strahlenbildung (anastralen Mitose). Unmittelbar nach dem Eindringen der Spermatozoen ist sie beendet, dabei teilt sich jedes Chromosomenpaar nicht nur in 2, sondern in 3 Abschnitte. Während die äußeren zu den Polen aufsteigen, bleiben die mittleren in der Äquatorebene zurück und bilden die Eliminationsplatte. Unmittelbar darnach erfolgt die 2. Reifeteilung, die unter normaler Aufspaltung der Chromosomen verläuft. Von den 4 entstandenen haploiden Kernen wird der am tiefsten gelegene der weibliche Vorkern. Er umgibt sich mit einem Plasmaüberzug. Die anderen werden zu Richtungskernen, aber nicht aus dem Ei ausgestoßen. Der weibliche Vorkern verschmilzt mit dem ihm am nächsten gelegenen männlichen Vorkern, an den er durch Plasmaströmungen herangeführt wird. Die diploide Chromosomenzahl wird wieder hergestellt. Die erste Mitose und alle folgenden bis zu 10 Stunden nach der Befruchtung sind anastral. Von da an finden Zellteilungen mit Asterbildung statt. Die überzähligen Spermatozoen zeigen Mitosen mit Auflösung des Chromatins und der Zentren, immer ohne Asterbildung.

Die (diploide) Chromosomenzahl schwankt von Art zu Art und kann auch innerhalb der Arten bei verschiedenen Rassen ungleich sein. Die kleinste Zahl unter den Insekten hat die Schildlaus *Icerya purchasi* mit 4 Chromosomen, 6 hat die Stechmücke *Culex pipiens*, 8 *Drosophila melanogaster* (6-12 bei der Gattung *Drosophila*). Die höchsten Zahlen finden sich bei Schmetterlingen, *Bombyx mori* 56, *Lymantria dispar* hat 62, *Nyssa zonaria* 112, *Philosamia cynthia* aber nur 26.

Am befruchteten, abgelegten Ei (S. 459) spielt sich dann die Keimesentwicklung ab, die anschließend (S. 177) besprochen wird, und die, ebenso wie die folgenden Entwicklungsvorgänge von der Gesamtheit der Erbanlagen beherrscht wird (S. 244ff., 263).



## 1.12. Die Entwicklung (Ontogenese) des Insekts

Ausgangspunkt der Entwicklung des Einzelinsekts, seiner Ontogenese, ist das befruchtete Ei, das den morphologischen Wert einer Zelle mit der Fähigkeit verbindet, aus sich selbst heraus einen ganzen, vielzelligen, für sich allein lebensfähigen Organismus aufzubauen. Damit soll nicht gesagt sein, daß der Begriff «Organismus» mit der Kennzeichnung irgend eines bestimmten Entwicklungsstadiums erschöpft sei. Vielmehr betrachten wir die ganze Ontogenese einer Art, den ganzen «Entwicklungsgang» mit allen spezifischen, im Raum und in der Zeit geordneten Beziehungen zwischen seinen Formbestandteilen und Vorgängen als eine Raumzeitgestalt, an der sich fließende Gestaltwandlungen abspielen und deren einzelne Stadien, bildlich gesprochen, als Querschnitte durch das Entwicklungsgeschehen erfaßt werden können. Im fließenden Wechsel der Gestalten beharrt das Individuum als solches, und nur in Gestalt von Individuen tritt der Organismus greifbar in Erscheinung (S. 288). Die Individuen aber sind eingegliedert in die Generationenfolge mit den längs durchlaufenden Keimbahnen und den durch die zweigeschlechtliche Fortpflanzung bedingten Querverbindungen, und nur wenn man sich dieses ganze Beziehungsnetz vor Augen führt, erhält man ein vollständiges Bild vom Wesen des Organismus. So betrachtet, erscheint bereits das Ei als ein System, dessen Struktur immer entsprechend der systematischen Gruppe, der es entstammt, gekennzeichnet werden kann und das, zunächst nur in wenigen Richtungen festgelegt, sich in immer mehr Bezirken differenziert, bis es im Verlauf der Ontogenese die Gliederung und Gestalt des Elternsystems erreicht hat. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien lassen sich so als Systemstufen von verschiedener, meist im Fluß des individuellen Lebens zunehmender Mannigfaltigkeit beschreiben, der ganze Kreislauf der Entwicklung von den Eltern zum Ei und von diesem wiederum zu den Nachkommen stellt sich dar als «Gestaltwandel von einer Form zur anderen».

Die **Ontogenese**, den Teil dieses Gestaltwandels, der sich am Individuum abspielt, kann man in vier Perioden einteilen:

1. Die Periode der **Keimesentwicklung**, Embryonalentwicklung oder Embryogenese umfaßt die Gesamtheit der Vorgänge, die aus dem Ei ein zu selbständigem Leben befähigtes Jungtier machen. Sie reicht bei den Insekten von der ersten Furchungsteilung bis zum Freiwerden der Junglarve aus den Eihüllen.

2. Die Periode der **Jugendentwicklung** oder postembryonalen Entwicklung reicht von diesem Zeitpunkt bis zur Erlangung des reifen (adulten) Zustands, d.h. bei den Insekten im Regelfall bis zur letzten Häutung, mit der das Imaginalstadium erreicht wird.

3. Die Periode des ausgebildeten Zustands, die **Geschlechts- oder Fortpflanzungsperiode**.

4. Die Periode des **Alterns** oder der Seneszenz, die mit dem natürlichen Tod des Individuums endet. Da die 2. Periode bei den Insekten in der Regel als Metamorphose (Metabolie) verläuft, werden die Abänderungen, die sich während der Perioden (3) und (4) am Insektenkörper vollziehen, unter dem Namen postmetabole Veränderungen zusammengefaßt.

### 1.12.1. Die Keimesentwicklung

Die Keimesentwicklung, die je nach der Tiergruppe einen sehr verschiedenen Verlauf zeigen kann, gliedert sich im typischen Fall in die folgenden vier Abschnitte:

1. Im Abschnitt der **Furchung** wird das Ei durch gesetzmäßig aufeinander folgende Zellteilungen in immer kleiner werdende Furchungszellen oder Blastomeren zerlegt. Der Verlauf richtet sich in erster Linie nach der Menge und Verteilung des Nahrungsdotters im Ei, das Ergebnis ist die Blastula, die im typischen Fall als Coeloblastula einen zentralen Hohlraum, die Furchungshöhle (Blastocoel) aufweist und eine einschichtige, als Blastoderm bezeichnete Wand hat. Fehlt der Hohlraum, so spricht man von einer Sterroblastula (Morula).

2. Im Abschnitt der **Keimblätterbildung** entsteht der Schichtenbau des Körpers. In einer ersten Phase, der Gastrulation, entwickelt sich durch Einfaltung oder Einstülpung (Invagination = Embolie), durch Überwachsung (Epibolie), durch Einwanderung (Immigration) oder Abblätterung (Delamination) von Blastodermzellen die zweischichtige Gastrula mit der Urdarmhöhle, dem Urmund (Blastoporus) und den beiden primären Keimblättern Ektoderm und Entoderm als Wand. Ist die Urdarmhöhle (vorübergehend) unterdrückt, so handelt es sich um eine Sterrogastrula. In einer zweiten Phase gliedern die primären Keimblätter eine zellige Mittelschicht ab, die als Mesenchym (Füllgewebe) oder als epitheliales Mesoderm auftreten kann und im letzteren Fall regelmäßig innere, als Coelom (sekundäre oder echte Leibeshöhle) bezeichnete Hohlräume umschließt. Mesenchym und Mesoderm kommen häufig nebeneinander vor.

3. Im Abschnitt der **Sonderung der Organanlagen** gestalten sich aus dem Material der Keimblätter die einzelnen Organe heraus,

4. im Abschnitt der **histologischen Differenzierung** erhalten diese ihre spezifische gewebliche Struktur und erlangen ihre Funktionsfähigkeit.

Speziell bei den Insekten sind die Abschnitte (1) und (2) miteinander und z.T. noch mit dem folgenden Abschnitt in eigenartiger Weise verquickt, und außerdem wird die ganze Embryogenese durch Bewegungserscheinungen am Keim (Blastokinese) sowie durch die Bildung und Wiederauflösung von Keimhüllen kompliziert. Wird dadurch schon die scharfe Abgrenzung der Abschnitte und die Anwendung der obigen Terminologie (insbesondere auch der Bezeichnungen für die Keimblätter) schwierig, so wird sie dadurch noch weiter erschwert, daß die einzelnen Differenzierungsvorgänge in der Regel nicht gleichzeitig am ganzen Keim in Erscheinung treten (s. unten, Differenzierungszentrum). Es soll daher im folgenden eine Einteilung der Embryogenese in zwei bei den Insekten deutlicher abgrenzbare Hauptabschnitte bevorzugt und die obige Einteilung nur nebenbei, z.T. nur als theoretische Deutung des Verlaufs, angewandt werden. Wir unterscheiden demnach:

**I. Die Frühentwicklung oder Primitiventwicklung**, die im wesentlichen mit den Abschnitten (1) und (2) zusammenfällt, aber auch in den Abschnitt (3) übergreifen kann. Sie findet mit der vollendeten Ausbildung der Körpergrundgestalt, d.h. der Vollendung des Schichtenbaus und der Segmentierung des Körpers ihren Abschluß.

**II. Danach** setzt die spätere oder **Definitiventwicklung** ein, in deren Verlauf die endgültige Körperform der Junglarve (Rückenschluß s. S. 197) fertiggestellt wird und die mit dem Auskriechen abschließt.

Die vergleichende Betrachtung der Embryogenese der verschiedenen Insektengruppen bietet ein Bild von verwirrender Mannigfaltigkeit: Alle Strukturen des Keimes und alle Phasen seiner Entwicklung können, ob man sie nun entwicklungsgeschichtlich, auf ihr Neben- und Nacheinander, oder entwicklungsphysiologisch, auf ihre kausalen Verknüpfungen hin, betrachtet, die verschiedensten Abwandlungen zeigen, ohne daß es sich im Einzelfall immer sagen ließe, welches Verhalten das ursprüngliche, welches das abgeleitete sei. Aber selbst wenn das möglich wäre, in den verschiedenen Entwicklungsgängen treten jene Abwandlungen in so ungleichen Kombinationen neben- und nacheinander auf, daß jedenfalls kein einzelner realer Entwicklungsgang in seinem ganzen Verlauf als proto- oder auch nur als eutypisch gelten kann. Das Schema der Entwicklungsgeschichte des Insektenkeimes, das der folgenden Darstellung zugrunde gelegt wird und dem jeweils bei den einzelnen Strukturen und Phasen die wichtigsten Abwandlungen beigelegt sind, stellt denn auch keinen realen Entwicklungsgang, sondern den Versuch dar, das Eutypische zu erfassen, das nicht durchweg das Ursprüngliche zu sein braucht, aber niemals das extrem Abgeleitete ist. Erst wenn auf dieser Grundlage dann auch die Entwicklungsphysiologie behandelt ist, und damit der Entwicklungsgang der Insekten im Allgemeinen erkennbar heraustritt, können die typischen Entwicklungsgänge einzelner Insektenordnungen nebeneinandergestellt und phylogenetisch ausgewertet werden (S. 209, 260).

#### 1.12.1.1. Der Bau des Insekteneies

Die Eizelle, deren Bildung, Reifung, Befruchtung und äußere Gestalt bereits auf S. 174 behandelt wurde, wird von einer Eischale umgeben, die von den Follikelzellen ausgeschieden wird. Sie besteht zunächst aus 2 Hauptschichten, dem Chorion und der Dotterhaut (Fig. 107a). Die Bildung der letzteren wird zunächst

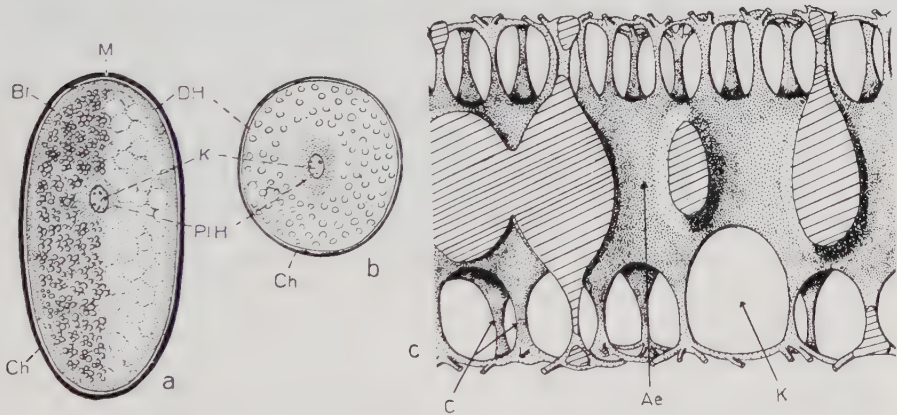


Fig. 107: Die beiden extremen (variablen) Bautypen des Insekteneies. a Das zentroleithale, mehr oder weniger dotterreiche Pterygotenei. b Das fast isoleithale Ei einer Collembole. Bl = Oberflächenplasma, Ch = Chorion, DH = Dotterhaut, K = Kern, M = Mikropyle, PIH = Hofplasma. c Schnitt durch das Chorion einer Fliege im Elektronenmikroskop. (Nach HINTON 1967). Ae = Aeropyle, C = Säulchen, K = Lufthaltender Kanal, La, Li, Lm = äußere, innere und mittlere Lage des Chorions.



von den Follikelzellen begonnen, später beteiligen sich daran auch Dotterkerne. Es kommt zu sekundären Schalenbildungen (siehe auch S. 192). Das Chorion wird von den Follikelzellen ausgeschieden. Es besteht aus einem Protein, das als Chorionin bezeichnet wird, wobei aber noch unbekannt ist, ob es bei allen Insekten die gleiche Zusammensetzung hat. Meistens besteht es aus zwei, manchmal auch aus mehr Lagen. Es kann dünn oder dick sein. Meistens liegen an seinem vorderen Pol eine oder mehrere Mikropylen, die dort entstehen, wo die Plasmastränge der Nährzellen in die Eizelle ziehen. Bei wenigen aquatischen und sehr vielen terrestrischen Eiern enthält das Chorion ein respiratorisches System, indem seine äußere Schicht aus kleinen senkrecht stehenden, durch ein waagrechtes Netzwerk miteinander verbundenen Säulchen besteht, zwischen denen sich Luft hält. In gleicher Weise ist die innere Schicht des Chorions gebaut. Beide Schichten stehen durch Kanäle oder Hohlräume, den Aëropylen, miteinander in Verbindung (Fig. 107c). Bei einigen aquatischen und vielen terrestrischen Eiern funktioniert das oberflächliche Maschenwerk als Plastron, wenn das Ei in Wasser getaucht ist. Manchmal ist das Plastron auch nur auf einen Teil der Eioberfläche oder (bei einigen Hemipteren, Hymenopteren und Dipteren) auf die Oberfläche von Hörnern beschränkt. Zwischen Chorion und Dotterhaut findet sich – wenigstens zeitweise – eine wasserabweisende Wachsschicht. Das Wachs ist in Form kleiner Plättchen zwischen ein kristallines Material eingebettet.

Das Insektenei gehört seinem Aufbau nach im typischen Fall (Fig. 107a) dem **zentrolezithalen Typ** an, d.h. das Bildungs- oder Ooplasma, das lebende Protoplasma der Eizelle, ist beschränkt auf eine dünne, gleichmäßig ausgebildete periphere Lage, das Oberflächen- oder Periplasma (früher mißverständlich Keimhautblastem genannt), auf das um den zentral gelegenen Kern als Plasmahof gelagerte Hof- oder Zentroplasma und ein lockeres, maschiges Netzwerk, das Netz- oder Reticuloplasma, das die beiden anderen Teile verbindet. Die Zwischenräume des Plasmaretzes werden vom Nahrungsdotter, dem Deutoplasma, d.h. von gespeicherten Reservestoffen erfüllt. Sie bestehen aus rundlichen Eiweißkörpern (Dotterkörpern), aus Fettkugeln verschiedener Größe und aus Glykogen, das als feiner Niederschlag zwischen jenen verteilt ist, und werden im Verlauf der Entwicklung des Keimes aufgebraucht.

Im einzelnen können verschiedenartige **Abweichungen** von diesem Schema vorkommen, die mit bestimmten Erscheinungen der Keimesentwicklung zusammenhängen und in Gemeinschaft mit diesen die Kennzeichnung der Eitypen der Insektengruppen gestatten (Fig. 111, 125, 126). Neben ungleicher räumlicher Verteilung und Größe der Dotterkörper und Fettkugeln finden sich vor allem Unterschiede in der Menge und Gestaltung des Ooplasmas. Ausgesprochen plasmaarm sind z.B. die Eier der Steinfliege *Allonarcys*, der Gewächshausschrecke *Tachycines* und anderer Saltatorien, und der Libelle *Platycnemis*. Das Oberflächenplasma fehlt hier ganz oder ist nur als sehr dünnes Häutchen entwickelt. Etwas plasmareicher sind die Eier des Rückenschwimmers *Notonecta*, noch mehr die des Ohrwurms *Forficula*, die Eier der Aphiden und der Anopluren; und bei den Holometabolen (z.B. *Chrysopa*, *Apis*, *Tenebrio*, *Ephestia* und *Drosophila*, Fig. 126b) steigt nicht nur der Plasmagehalt mehr und mehr an, sondern das hier stets wohl entwickelte Oberflächenplasma zeigt auch an verschiedenen Stellen verschiedene Färbbarkeit (z.B. Polplasmen bei *Drosophila* und *Miastor*), oder es ist bereits in einer die spätere Ausgestaltung vorwegnehmenden Weise baulich differenziert. Auch das Netzplasma kann hier lokale Plasmaanhäufungen bilden, die z.B. bei *Ephestia* und *Drosophila* (Fig. 126b) einen in der Eiachse verlaufenden Strang darstellen. Extrem dotterarme Eier kommen unter den viviparen Formen und den entoparasitischen Schlupfwespen vor (Chalcidoiden, Braconiden, Platyg-



sterinen), bei denen dem Ei während seiner Entwicklung aus dem mütterlichen bzw. dem Wirtskörper Nahrungsstoffe zufließen.

Verhältnismäßig dotterarm sind auch die Eier der Collembolen (Fig. 107b), die man schon dem isolezithalen Typ zurechnen kann. Ein großer Plasmahof ist allerdings vorhanden, aber kein Perioplasma: der Dotter ist nicht sehr dicht gelagert, aber gleichmäßig bis zur Oberfläche verteilt, ähnlich wie bei den Eiern der Myriapoden, denen das Collembolen-Ei auch hinsichtlich seiner Kugelform und seiner Furchung gleicht.

### 1.12.1.2. Der Verlauf der Primitiventwicklung

#### 1.12.1.2.1. Die «Furchung»

**1.12.1.2.1.1. Das Ei furcht sich bei den Collembolen anfangs total (holoblastisch) und äqual: die ganze Masse des Eies wird in Furchungszellen von ungefähr gleicher Größe zerlegt (Fig. 108).**

Dabei teilt sich zunächst der Eikern samt dem Plasmahof; früher oder später (bei *Tomocerus* verhältnismäßig spät) folgt die eigentliche Furchung, d.h. die Zerklüftung des dotterhaltigen Plasmateils. So entsteht eine typische Blastula mit allerdings nur sehr kleiner Furchungshöhle (FH) und großen Furchungszellen. Ebenso wie diese den «Dotterpyramiden» der Myriapoden gleichen, so klingt der nun folgende Umschlag von der totalen zu einer im Enderfolg oberflächlichen Furchung (Fig. 108 d–f) an den bei den Tausendfüßern, namentlich den Diplopoden vorliegenden Entwicklungsgang an: die immer noch vorhandenen Hofplasma der Kerne schieben sich zur Oberfläche, die Zellgrenzen lösen sich auf, die Furchungskerne bilden an der Oberfläche eine geschlossene Schicht, ein *Blastoderm* (s. unten), das sich deutlich von der inneren Masse, dem «Dotter», abhebt, in dem einige Furchungskerne als Dotterkerne zurückgeblieben sind; die Furchungshöhle, die noch erkennbar bleibt, ist die einzige Spur des vorangegangenen Ansatzes zu einer totalen Furchung.

Daß Dotterarmut bei anderen, sicher nicht primitiven Formen den Furchungstyp, ähnlich wie unter den Wirbeltieren bei den Säugern, sekundär nach der totalen Furchung hin verändern kann, zeigen neben den viviparen Fledermauswanzen (Polyceteniden) die oben erwähnten entoparasitischen Schlupfwespen, unter denen manche Chalcidoidea (*Encyrtus* u.a.) sogar **rein totale Furchung** haben.

**1.12.1.2.1.2.** Beim typischen Insektenei zielt die Entwicklung von vornherein auf eine Blastodermbildung ab, die **Furchung** ist **superfiziell** (Fig. 109). Der mit dem männlichen Vorkern vereinigte, also befruchtete (S. 176) Eikern teilt sich. Seine Lage zu diesem Zeitpunkt bezeichnet einen für die weitere Entwicklung wichtigen Ort, das **Furchungszentrum** (Fig. 111, 125, 126). Die Teilung wiederholt sich oftmals (Fig. 109a), die Tochterkerne stoßen sich entweder gegenseitig ab, d.h. die «Furchungsenergidien», die Furchungskerne samt ihren Hofplasmaanteilen,

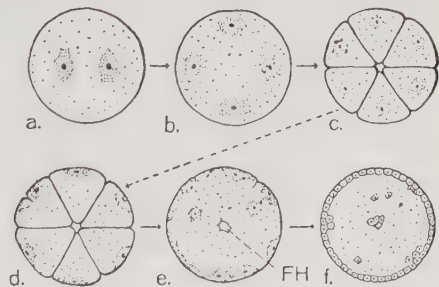


Fig. 108: Furchung der Collembolen *Tomocerus* nach UZEL, Schnitte durch die Entwicklungsstadien.  
FH = Furchungshöhle.

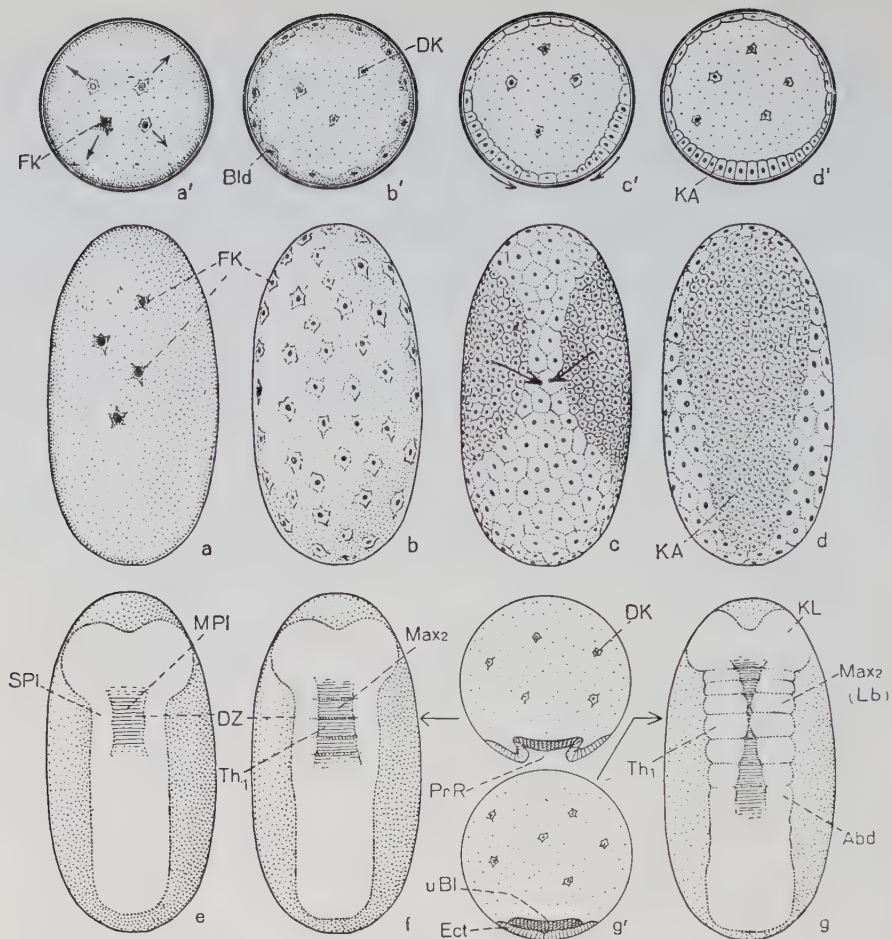


Fig. 109: Allgemeines Schema der superfiziellen **Furchung** und der **Ausbildung des Keimstreifs**. a-g Aufeinanderfolgende Stadien in der Ventralansicht, a'-g' dasselbe im Querschnitt. Dotter nur durch Punktierung angedeutet, von e ab die Zellen nicht mehr eingezeichnet, Keimstreifen weiß gelassen. Pfeile in f und g zeigen die Lage der Querschnitte f' und g' und gleichzeitig die Lage des Differenzierungszentrums. (Größtenteils nach SEIDEL, verändert).

Abd = Abdominalbasis, Bld = Blastoderm, DK = Dotterkerne, DZ = Differenzierungszentrum, Ect = Ektoderm, FK = Furchungskern, KA = Keimanlage, KL = Kopflappen, Max<sub>2</sub> = Segment der 2. Maxille, Labialsegment, MPI = Mittelplatte, PrR = Primitivrinne, SPL = Seitenplatte, Th<sub>1</sub> = 1. Thorakalsegment, uBl = unteres Blatt.

Chorion, Coel = Coelom, dlm = dorsaler Längsmuskel, DM = Darmmuskulatur, DO = Dotterorgan, DoR = Dotterrest im Mitteldarm, DoZ = Dotterzelle, Ect = Ektoderm, Ent = Entoderm, FK = Fettkörperanlage, KA = Keimanlage, KL = Kopflappen, Lb = 2. Maxille (Labium), LH = Leibeshöhle, M = Mund, Max<sub>1</sub> = 1. Maxille, Md = Mandibel, Mes = Mesoderm, MSt, MStr = Mittelstrang, NBl = Neuroblasten, NR = Neuralrinne, NW = Neuralwulst, OL = Oberlippe (Labrum), Proct = Proctodaeum, RG = Rückengefäß, Ser = Serosa, SStr = Seitenstreifen, Stg = Stigma, Stom = Stomodaeum, vlm = ventraler Längsmuskel, ZH = polarer Zellhaufen (Entoderm), (vgl. Fig. 115).

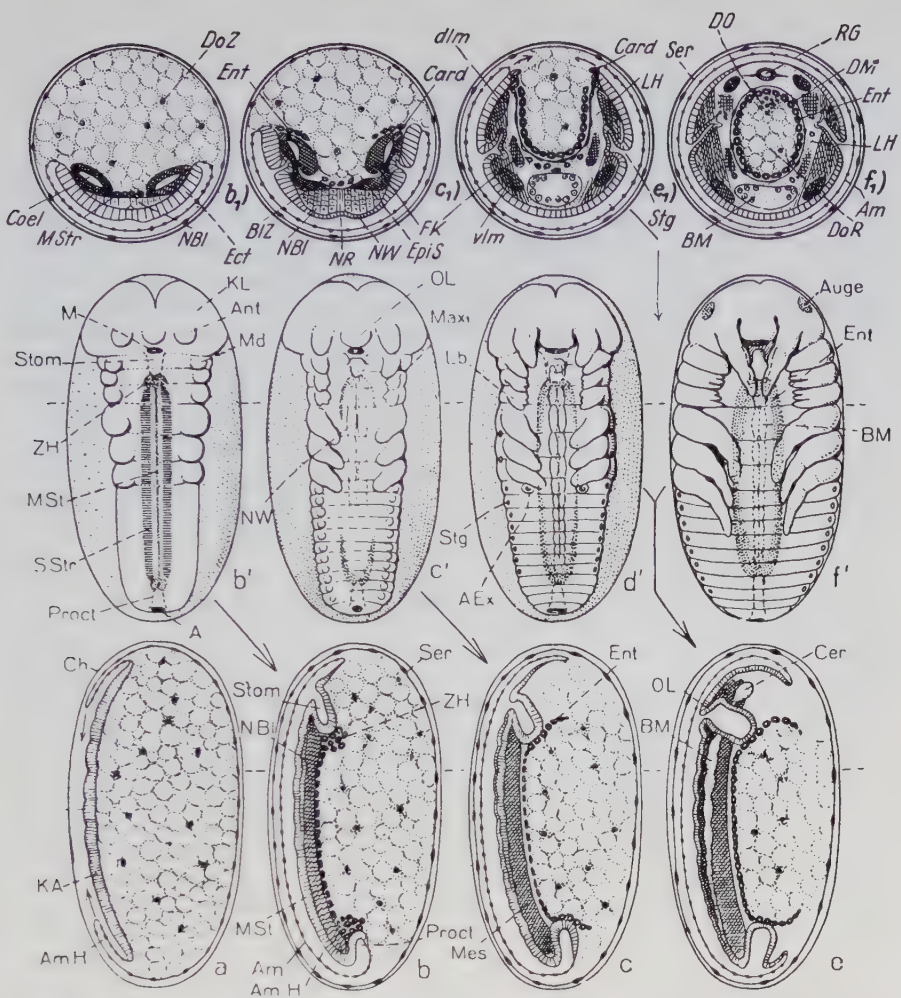


Fig. 110: Schema der Keimesentwicklung der Insekten, Fortsetzung von Fig. 109. **Untere Reihe:** Sagittalschnitte. a Ein Schnitt, der etwa dem Stadium Fig. 109f entspricht; a-b zeigen die Bildung der Keimhüllen beim oberflächlichen Keimstreif, b-c die Differenzierung des unteren Blatts, die Bildung des Bauchmarks und des Entoderms. Ektoderm einfach, Mesoderm kreuzschraffiert, Entoderm einschließlich MSt schwarz. **Mittlere Reihe:** Ventralansichten zur Demonstration der Gliedmaßenbildung. Keimhüllen nicht mit dargestellt. b' Protopode Phase, sonst wie b, c' polypode Phase, sonst wie c, d' oligopode Phase, f' der Embryo nach Ausbildung des Rückenschlusses. Entoderm punktiert, Mesoderm, nur in b' dargestellt, schraffiert. **Obere Reihe:** Querschnitte zur Demonstration des Verhaltens der Keimblätter und der Organanlagen; zeigen gleichzeitig einen bei den Chrysomeliden (s. S. 197) vorkommenden Fall der Beseitigung der Keimhüllen. Schraffuren wie in a-e, nähere Erklärung im Text. Gleiche Entwicklungsstadien sind durch Pfeile verbunden, die Höhe des Differenzierungszentrums ist durch gestrichelte Linien angegeben. A = After, AEx = Extremität des 1. Abdominalsegments (Pleuropodium, Drüsenorgan), Am = Amnion, AmF = Amnionfalte, AmH = Amnionhöhle, Ant = Antenne, BIZ = Blutzellen, BM = Bauchmark, Card = Cardioblastengegend, Cer = Cerebralganglion, Ch =

Fortsetzung auf nebenstehender Seite



verteilen sich autonom im Sinne des Schemas Fig. 121 a oder sie erreichen, vielfach zuerst in der Höhe des Furchungszentrums, auf anderen, durch die Eistruktur vorbestimmten Wegen die Oberfläche, wo sie sich in jedem Fall mit dem Oberflächenplasma zum Blastoderm (Oberflächenepithel, Primärepithel), einem einschichtigen, zunächst lockeren Epithel vereinigen (Fig. 109b, b'). Die Blastodermzellen sondern sich dann im typischen Fall in zwei Blasteme, das sind bildungsfähige Zellverbände. Der eine zeigt weniger lebhaftere Zellteilung und wird zur Serosa, dem extraembryonalen oder definitiven Hüllepithel. Der andere, der aus lebhafter sich teilenden, daher kleineren und zahlreicheren Zellen besteht, stellt die **Vorkeimanlage** dar. Als typisch und relativ ursprünglich kann man es bezeichnen, wenn die Vorkeimanlage zunächst paarig in den Seitenteilen des Blastoderms sich zusammenzieht (Fig. 109c), sich dann im Sinne der Pfeile in Fig. 109c nach hinten und ventralwärts konzentriert und sich auf der Ventralseite des Eies zur **Keimanlage** zusammenschließt (KA, Fig. 109d), deren Umfang weit geringer sein kann als die Vorkeimanlage (Fig. 111a, b), die aber jedenfalls endlich als ventraler, mehr oder weniger weit nach vorn reichender schild- bis herzförmiger Bezirk dicht liegender Blastodermzellen dem Dotter aufliegt.

Der geschilderte Fall ist vor allem bei **plasmaarmen Eiern** vertreten, bei denen das Oberflächenplasma (Periplasma) fehlt oder dünn ist, jedenfalls aber keine besonderen Differenzierungen aufweist und bei denen die Hofplasmen das Blastoderm ganz oder größtenteils aufbauen. Das Zusammenschließen paariger Vorkeimanlagen zur Keimanlage ist auch bei ihnen nicht allgemein verbreitet, oft ist erstere von vornherein unpaar und es findet sich nur eine mehr oder minder ausgesprochene Konzentration der Zellen der Vorkeim- auf die Keimanlage (Fig. 126b). Einen Sonderfall innerhalb der Formen mit plasmaarmen Eiern zeigen die in dieser Hinsicht ganz extremen Plekopteren (*Allonarcys*), bei denen die Furchungszellen zuerst ein sehr lockeres Blastoderm bilden, aus dem nur die Anlage der Serosa (s. S. 189) entsteht. Im Dotter zurückgebliebene Gruppen von Furchungszellen treten dann im Zentrum des Eies zu einem Ballen zusammen und strömen von hier aus nach der flachen Unterseite des halbkugeligen Eies, wo sie nahe der Mitte eine ovale, scheibenförmige Keimanlage bilden (vgl. Fig. 112a). Soweit in diesem Fall, der nur bei den ebenfalls plasmaarmen Eiern der Termiten seinesgleichen hat, von einer Vorkeimanlage überhaupt gesprochen werden darf, kann man diese nur in dem zentralen Zellballen, der Vorstufe der Keimanlage, erblicken.

**Mit zunehmendem Plasmagehalt** kommt es, besonders beim anderen Extrem, den Holometabolen, zu einer mehr oder weniger ausgesprochenen plasmatischen Vorbildung der Keimanlage als Differenzierung des Periplasmas. Diese wird entweder erst während der Furchung durch Heranziehung von Teilen des Netzplasmas zur Verstärkung des Periplasma erreicht (*Chrysopa*), oder eine bereits von vornherein durch bedeutendere Dicke ausgezeichnete Periplasmazone wird in gleicher Weise nachträglich vor (*Tenebrio*, *Ephestia*), oder nach dem Einrücken der Furchungskerne in das Periplasma (*Drosophila*, Fig. 125b) noch verstärkt, oder die plasmatische Vorbildung der Keimanlage hat von Anfang an die endgültige Dicke (*Forficula*). Wo Teile des Netzplasmas verwendet werden, können diese von vornherein morphologisch oder hinsichtlich ihrer Färbbarkeit differenziert sein. Die Furchungskerne stoßen sich in all diesen Fällen nicht einfach gegenseitig ab, sondern wandern, gegebenenfalls unter Hinzunahme von Teilen des Netzplasmas zu ihrem Hofplasma, in bestimmter, größerer Anzahl und bestimmter Ordnung in die künftige Keimanlage ein. Bei *Tenebrio* z.B. gehen von den 64 Furchungskernen 32 in die Keimanlage, die bei weitem nicht die Hälfte der Eioberfläche einnimmt (S. 206, 212). Eine nachträgliche Konzentration der Blastodermkerne zur Keimanlage hin fehlt, vielleicht mit Ausnahme von *Forficula*, bei allen vorstehenden Formen, die Vorkeimanlage fällt mit der Keimanlage dem Umfang nach zusammen (Fig. 111c, d).



Innerhalb der Blastodermis bleibt das Netzplasma, soweit es nicht zum Aufbau der ersten mit verwendet wurde, samt dem Deutoplasma als **Dotter** zurück. Dieses enthält regelmäßig eine Anzahl von Kernen, die im typischen Fall zurückgebliebene Furchungskerne darstellen (Fig. 109b', DK), öfters aber auch nachträglich vom Blastoderm, später vom unteren Blatt oder gar noch vom Entoderm an den Dotter abgegeben werden. Im ersten Fall sprechen wir von primären, in den andern von sekundären Dotterkernen bzw. **Dotterzellen**, doch ist die Unterscheidung oft sehr schwierig (s. oben, Plekopteren) und nach der Verteilung der Kerne im Dotter überhaupt nicht mehr möglich. Die Dotterzellen funktionieren als Vitellophagen, d.h. sie beteiligen sich an der Aufarbeitung des Dotters, doch kommt auch eine Beteiligung am Aufbau des Mitteldarmepithels (s. folgender Absatz) oder anderer Keim- und Hüllenteile vor, ohne daß die betreffenden Zellen immer morphologisch deutlich charakterisiert wären.

#### 1.12.1.2.2. Die Keimblätterbildung und der Beginn der Segmentierung

Die Frage nach der Keimblattzugehörigkeit der Organsysteme und Organe, namentlich des Mitteldarms, früher das Zentralproblem gerade der Insektenembryologie, hat angesichts der Ergebnisse der entwicklungsphysiologischen Forschung ihre Aktualität und viel von ihrer Bedeutung eingebüßt. Einen Versuch, sie für die Insekten und die Arthropoden überhaupt zu beantworten, bedeutet die **Theorie von der mehrphasigen Gastrulation**, nach der die geschilderten Vorgänge außer der Furchung bereits eine **erste Phase der Gastrulation** umfassen. Ihr Ergebnis entspricht demnach nicht der Blastula, sondern einer Sterrogastrula. Die intravitelline Sonderung, das Zurückbleiben von Furchungskernen im Dotter wird nach dieser Theorie mit der für die Anneliden charakteristischen Umwachsung der dotterreichen Makromeren durch die Mikromeren verglichen und als **Entstehung eines primären**, allerdings meist vergänglichen, transitorischen (Dotter-)Entoderms gedeutet, und die Rückwanderung von Blastodermiszellen in den Dotter wird im gleichen Sinn gewertet. Diese Deutung hat insofern etwas für sich, als oft der Dotter im weiteren Verlauf der Entwicklung in ein- oder mehrkernige große Zellen zerlegt wird («Dotterfurchung», in Fig. 110, 112 usw. nicht berücksichtigt), als ferner auch bei den Anneliden die Makromeren, unbeschadet ihrer Bedeutung für den Aufbau des Mitteldarmes, die Dotterverarbeitung übernehmen und als schließlich auch unter den Insekten Formen vorkommen, bei denen primäre Dotterzellen das Mitteldarmepithel ganz oder teilweise, endgültig (bei *Lepisma*, Odonaten und der Feldheuschrecke *Melanoplus*) oder vorübergehend aufbauen (*Gryllus*, Strepsipteren). Derartige Fälle, die übrigens durch die Ausbildung einer auch bei *Allonarcys* vorkommenden und als Entamnion bezeichneten, das Mitteldarmepithel vorerst vertretenden Hülle kompliziert sein können (Acrididen), stellen indessen nicht die Regel dar, meistens ist vielmehr das Dotterentoderm vergänglich, und die Weiterentwicklung vollzieht sich in folgender Weise:

An der unpaaren Keimanlage, deren Vorderende inzwischen zu einem Paar abgerundeter Kopflappen verbreitert wurde (Fig. 109e), geht die weitere Differenzierung von einer Stelle aus, die schon vorher als Ort der ersten Vereinigung der beiden Hälften der Vorkeimanlage ausgezeichnet war. Hier, am **Differenzierungszentrum** DZ, sondert sich zuerst eine Mittelplatte (MPl) von paarigen Seitenplatten (Spl). Hier bildet sich, indem die Mittelplatte von den Seitenplatten überwachsen wird (Fig. 109f', Epibolie) oder, sich einfaltend, in die Tiefe sinkt (Fig. 115a, Embolie), eine Primitivrinne (PrR) aus, die wieder verschwindet, wenn die Seitenplatten, zum geschlossenen Ektoderm werdend, sich über der Mittelplatte zusammenschließen (Fig. 109g, g'). Sie bildet damit als **unteres Blatt** (uBl) eine zweite Schicht unterhalb des Ektoderms. Die Primitivrinne tritt nicht in Erscheinung, wenn an Stelle der Epibolie oder Embolie sich die Bildung des unteren Blattes als Immigration oder Delamination abspielt. Alle diese Fälle kommen, mit allen Übergängen, vor. Alle diese Vorgänge schreiten vom Differenzierungszentrum wellenartig nach

vorn und hinten fort (Fig. 109e, f, g). Dasselbe gilt von dem Auftreten der Segmentierung: als erste Segmentfurche zeigt sich die Grenze zwischen dem späteren zweiten Maxillen- (Labial-) und dem ersten Thoraxsegment; die nach vorn und hinten folgenden Segmente werden vom Differenzierungszentrum her zunächst in abnehmender Größe abgeteilt. In derselben Reihenfolge vollziehen sich dann auch die Ausbildung der Gliedmaßen (S. 187) und die weitere Differenzierung des Ektoderms und des unteren Blatts (S. 194).

Am Vorder- und Hinterende der mit der Ausbildung dieser beiden Schichten zum **Keimstreif** gewordenen Keimanlage stülpt sich das Ektoderm (gewöhnlich zuerst an dem dem Differenzierungszentrum näheren Vorderende) ein (Fig. 110b, b') und bildet das Stomodaeum (Stom) und das Proctodaeum (Proct), die ektodermalen Anlagen des Vorder- bzw. Hinterdarmes. Damit sind auch die Mund- und Afteröffnung angelegt (M, A). Gleichzeitig beginnt der Keimstreif sich auch in die Breite zu entwickeln und zu differenzieren. Im Ektoderm beginnt mit der Abgliederung der segmental angeordneten Neuroblastengruppen (Fig. 110b, 115d) die Entwicklung der Ganglien des Nervensystems (s. S. 194). Sie schreitet vom Differenzierungszentrum nach vorn und hinten und von der Mittellinie nach den Seiten hin fort. Im gleichen Sinne vollziehen sich auch alle anderen Differenzierungsvorgänge im Ektoderm und im unteren Blatt. Letzteres gliedert sich nun in drei Schichten, die äußerste bleibt als Mittelstrang (MSt, Fig. 110b') liegen, die beiden inneren gleiten, sich in zwei Hälften teilend, zwischen dem Ektoderm und der von diesem sich abhebenden Oberfläche des Dotters, dem Dotterspiegel (DoSp, Fig. 115c, h), lateralwärts (Unterlagerung) und bilden die Seitenstreifen (SStr, Fig. 110b', 115d), die das **Mesoderm** darstellen. Sie werden rasch dicker und, der Ektodermsegmentierung folgend, in der Längsrichtung derart gegliedert, daß durch Abhebung der innersten von der äußeren Zellschicht in jedem Segment ein Paar von Hohlräumen sich ausbildet (Coel, Fig. 110b<sub>1</sub>, 115e, f). Diese rings von Mesoderm (Mesepithel) umgebenen Höhlen stellen das **Coelom** dar, das demnach anfangs streng segmental gegliedert ist und diese Gliederung erst später wieder aufgibt: das Paar von frühembryonalen Coelomsäckchen ist eines der wichtigen Kennzeichen eines echten Segments.

Am Vorder- und Hinterende des Mittelstranges, unterhalb des Stomo- und Proctodaeums, entstehen im Zuge der Bildung des unteren Blattes **polare Zellhaufen** (ZH, Fig. 110b, b'), die im typischen Falle nach hinten bzw. vorn sichelförmig aus- und einander entgegenwachsen (Fig. 110c', punktiert), bis schließlich, dorsal vom unteren Blatt bzw. Ektoderm, ohne (Fig. 115) oder mit Einbeziehung des Mittelstrangs (Fig. 110b), eine vorerst plattenförmige, im ersteren Fall in der Mittellinie zuweilen noch längere Zeit unterbrochen bleibende Zellschicht, die Anlage des Mitteldarmepithels, an den Dotter grenzt (Fig. 110c bis e, schwarz bzw. punktiert). Damit ist die Dreischichtigkeit des Keimstreifens fertiggestellt.

Die Primitivrinnebildung und die Sonderung des unteren Blattes ist nach der Theorie von der mehrphasigen Gastrulation als **zweite Gastrulationsphase** zu betrachten. Die Sonderung des Mittelstranges und die Bildung der polaren Zellhaufen ist dann die **dritte Gastrulationsphase**, bei der jene beiden typischerweise das Mitteldarmepithel bildenden Teile als **definitives** inneres Keimblatt oder sekundäres **Entoderm** sich nach der Abgliederung der mesodermalen Seitenstreifen endgültig abzeichnen.

Daß das Mitteldarmepithel vielfach, vor allem bei den Holometabolen (s. Fig. 115, 125, Ausnahme viele Schmetterlinge), ausschließlich aus den polaren Zellhaufen hervorgeht und daß man bei den Coleopteren sogar häufig den Eindruck gewinnt, als bildete es sich

aus dem Stomo- und Proctodaeum selbst, spricht nicht wesentlich gegen diese Deutung. Es handelt sich in den genannten Fällen um extreme Endglieder einer Reihe, an deren anderem Ende die oben erwähnten Formen stehen, bei denen das Mitteldarmepithel aus Dotterzellen hervorgeht. Übrigens kann man zur dritten Gastrulationsphase auch noch die Entstehung der sekundären Dotterzellen rechnen.

#### 1.12.1.2.3. *Der Fortgang der Segmentierung, die Bildung und embryonale Verteilung der Gliedmaßen*

Vom Differenzierungszentrum aus folgt auf die Ausbildung der ersten Segmentfurchen sehr bald die Anlage der segmentalen Gliedmaßen. Das Vorhandensein eines frühembryonalen Gliedmaßenpaares ist für das echte Segment das **zweite** wichtige Kennzeichen, jedoch beweist sein Fehlen allein noch nichts gegen die Segmentnatur eines Körperabschnitts, da bei Gliedmaßen, die im fertigen Zustand rückgebildet sind, auch die Anlagen häufig ganz unterdrückt sein können. Im typischen Fall sind wenigstens die vier bleibenden Gliedmaßenpaare des Kopfes (s. S. 53) und die drei des Thorax als rundliche, vom Differenzierungszentrum aus nach vorn und hinten an Größe abnehmende, lateral gelegene Knospen bereits erkennbar, wenn die Hinterleibsanlage noch keine Segmentfurchung zeigt (Fig. 110b'); die Kopflappen tragen die Antennenknospen und bleiben als Procephalon unsegmentiert (S. 52). Diese Entwicklungsphase bezeichnet man als die **protopode Phase**, sie bleibt bei manchen Formen (*Lepisma*) sehr lange, bei den Schlupfwespen mit protopoden Larven sogar bis in die postembryonale Zeit erhalten (Fig. 129a-c). Gewöhnlich folgt jedoch bald die **polypode Phase** (Fig. 110c', 114b), bei der der Hinterleib eine mehr oder weniger vollständige Segmentierung und Knospen von abdominalen Gliedmaßen zeigt.

Indessen gibt es hinsichtlich der Segmentbildung grundlegende Unterschiede im Verhalten der einzelnen Formen, die in Fig. 111 (obere Reihe) im Schema dargestellt sind. Zu unterscheiden sind Kurzkeim und Langkeim, wobei neben den Lagebeziehungen von Furchungs- und Differenzierungszentrum (FZ, DZ) vor allem die Lage des letzteren im Eiraum und die Art der Segmentbildung maßgebend sind. Beim **Kurzkeim** tritt das FZ stark hervor und liegt meist relativ weitab vom DZ, das stets dem hinteren Eipol genähert ist. Der präsumptive Kopf nimmt in der Vorkeim- und der Keimanlage einen unverhältnismäßig großen Raum ein, der ganze Rumpf entwickelt sich, indem die Keimanlage, nach rückwärts wachsend, sich ausdehnt, nach Art einer Sprossung aus einer Segmentbildungszone, ganz ähnlich wie sich aus der Trochophoralarve der Anneliden der segmentierte Rumpf des Wurms durch Sprossung am Hinterende des Larvenkörpers bildet. Ebenso wie dieser ist der Kurzkeim ein **Kopfkeim**. In extremen Fällen, z.B. bei *Tachycinetes* (Fig. 111a) und *Carausius* liegt im Bereich der Segmentbildungszone sogar das Differenzierungszentrum, das dementsprechend hier seine im Vorstehenden geschilderte Bedeutung erst erlangen kann, wenn durch die Sprossung bereits die Kiefersegmente gebildet sind. Beim **Langkeim** tritt das Furchungszentrum in der Entwicklung mehr und mehr zurück und ist dem Differenzierungszentrum genähert, das stets weit vorn im Ei liegt. Die Körperabschnitte der künftigen Larve können sich dementsprechend völlig proportioniert ausbilden und sind schon im Blastodermstadium im Sinne von Fig. 111d experimentell abgrenzbar, eine Segmentbildungszone fehlt, der Langkeim ist ein **Kopftrupfkeim**: *Apis* (Fig. 111d), *Drosophila* (Fig. 101b) und andere Dipteren, Lepidopteren. Zwischen den beiden Extremen stehen Übergangsformen, bei denen mehr oder weniger große Teile des Rumpfes von einer Segmentbildungszone geliefert werden und bei denen dementsprechend das DZ dem Hinterpol mehr oder weniger genähert ist. Als halbblange Keime und **Kopfthoraxkeime** kann man z.B. *Platynemis* (Fig. 111b) und *Notonecta* bezeichnen, bei denen nur das Abdomen aus der Segmentbildungszone hervorgeht; bei *Chrysopa* ent-



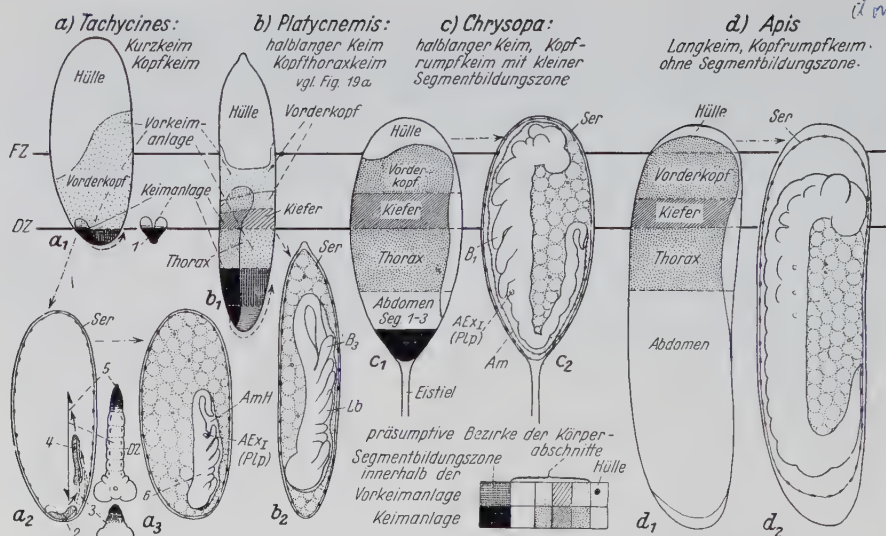


Fig. 111: Schema der morphologischen Beziehungen zwischen Furchungszentrum (FZ), Differenzierungszentrum (DZ), Segmentbildungszone und Blastokinese zur Kennzeichnung von vier Eitypen. (In Anlehnung an KRAUSE, ergänzt).

Die Vergrößerungen sind so gewählt, daß FZ und DZ überall den gleichen Abstand haben, in der oberen Reihe sind die Eier, die durchweg in Seitenansicht mit der Ventralseite nach links dargestellt sind, so angeordnet, daß FZ und DZ bei allen in der gleichen Höhe liegen. a<sub>1</sub>–d<sub>1</sub> zeigen die Vorkeimanlage, soweit eine solche zu unterscheiden ist, die Keimanlage, die Segmentbildungszone und die präsumptiven Bezirke der Körperabschnitte. a<sub>2</sub> zeigt vier Stadien der Einrollung und des Wachstums des Keimstreifs, dessen 3. und 5. Stadium daneben in Flächenansicht gezeichnet sind, ebenso wie die Keimanlage in a<sub>1</sub>, a<sub>3</sub>, b<sub>2</sub>, c<sub>2</sub> und d<sub>2</sub> zeigen den Keim nach Erlangung der Körpergrundgestalt im Stadium der größten Längenausdehnung des Keimstreifs auf dem Höhepunkt der Blastokinese. AEx<sub>1</sub> (Plp) = Extremitätenknospe des 1. Abdominalsegments (Pleuropodium), Am = Amnion, AmH = Amnionhöhle. B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> = 1., 3. Beinanlage, Lb = Anlage des Labiums (2. Maxille), Ser = Serosa, in d<sub>2</sub> vielleicht Amnion (s. S. 192).

stehen nur die Abdominalsegmente 4ff. aus der Segmentbildungszone (Fig. 111c), sie bildet zusammen mit *Sialis* den Übergang zum Langkeim, der bei den Holometabolen häufig vertreten ist, aber auch Vertreter unter den Heterometabolen hat (*Blatella*). Den Übergang vom extremen Kurzkeim zum halblangen Keim stellen gewisse Hemimetabolen, z.B. *Forficula* und *Gryllus* (Fig. 126b) und anscheinend manche Coleopteren (*Tenebrio*, Fig. 126f) her.

Die abdominalen Gliedmaßenanlagen bleiben bei manchen Formen im post-embryonalen Leben erhalten und werden zu verschiedenartigen Organen umgebildet (S. 75, 218, 303, 309, 388), bei den meisten aber geht aus der polypoden die oligopode Phase hervor, d. h. die abdominalen Knospen werden wieder rückgebildet und höchstens das erste Paar, das dann von vornherein größer zu sein pflegt, bleibt in Gestalt der **Pleuropodien** als provisorisches Drüsenorgan des Embryos erhalten (Fig. 110d', AEx).



Bei den Hymenopteren und Dipteren verwandelt sich die protopode Phase sogleich in die oligopode, soweit nicht im Zusammenhang mit der Beinlosigkeit der Larven die Beinbildung überhaupt in die postembryonale Zeit verlegt wird. In solchen Fällen können aber auch die thorakalen Beinknospen ausgebildet und dann versenkt werden, um als Imaginalscheiben erst zur Puppenzeit sich zu entfalten. Das gilt z.B. für den Reiskäfer *Sitophilus oryzae*, bei dem auch die Pleuropodien fehlen, die sonst für die Coleopteren charakteristisch sind, ebenso wie für viele Heterometabolen (Orthopteroidea, Fig. 111a<sub>3</sub>, Plp, Hemipteren u.a.) und für die Neuropteren (*Chrysopa*, Fig. 111c<sub>2</sub>), wo die Pleuropodien wie bei gewissen Wasserwanzen (*Ranatra*) in das Ektoderm versinken und nur pinselähnliche Zellfortsätze äußerlich sehen lassen. Zur Funktion der Pleuropodien s. S. 193.

Mit dem Abschluß der Segmentbildung, der Coelombildung, der Sonderung der Anlagen des Darmes und des zentralen Nervensystems kann man an der Embryonalanlage die Bauchseite des Insektenkörpers in ihrer Grundform erkennen: Die Körpergrundgestalt ist hergestellt, die Primitiventwicklung abgeschlossen.

### 1.12.1.3. Die Keimhüllen und die Blastokinese

Die Hüllenbildung und die mit ihr untrennbar verbundene Blastokinese setzen zwar schon während der Primitiventwicklung ein, ja ihr im Einzelfall sehr ungleicher Ablauf hängt sogar eng mit der oben beschriebenen Verschiedenheit der Keimlänge zusammen, sie reichen aber, vor allem was die Blastokinese anlangt, weit über die Ausbildung der Körpergrundgestalt hinaus und können daher um so eher die Überleitung zur Besprechung der Definitiventwicklung bilden, als zu ihrem Verständnis die Feststellungen des vorstehenden Abschnitts unentbehrlich sind.

#### 1.12.1.3.1. Die Bildung der Keimhüllen und der erste Teil der Blastokinese

Nach der Sonderung des Blastoderms in das definitive Hüllepithel und die Keimanlage (Fig. 109d, e) entwickelt sich aus dieser im typischen, häufigsten Fall noch ein vorläufiges Hüllepithel. In der Regel gibt es also **zwei Keimhüllen**, die extraembryonale Serosa (Ser), die den Keimstreif samt dem Dotter überzieht, und das Amnion (Am), das, zur Keimanlage gehörig, die noch nicht ausgebildeten Rückenteile des Embryos repräsentiert. Es kleidet eine von Flüssigkeit erfüllte, meist ringsum abgeschlossene Höhle, die Amnionhöhle aus, in welcher der Keimstreif bis auf weiteres ruht. Die Bildung der **Amnionhöhle** kann auf verschiedene Weise vonstatten gehen:

1.12.1.3.1.1. Durch **Einstülpung** (Invagination): Bei den Thysanuren zieht die Keimanlage, indem sie unter ventraler Einkrümmung in den Dotter versinkt, ihre Randbezirke als Amnion mit in die Tiefe, die so entstandene Amnionhöhle bleibt offen, der Keimstreif zunächst so klein, daß er in der umfangreichen Dottermasse reichlich Platz hat. Letzteres gilt auch für die Plecopteren, deren Amnionhöhle gleich als abgeschlossener Spaltraum in der kleinen scheibenförmigen «Keimanlage» derart entsteht, daß die dem Chorion zugekehrte Wand der entstehenden Blase das Amnion (Am), die gegenüberliegende Wand die eigentliche Keimanlage (KA) liefert (Fig. 112a). Die Keimanlage mit dem Amnion ist demnach hier von dem einzigen Abkömmling des Blastoderms, der Serosa (Ser, s. S. 184) von vornherein getrennt. Diese Eigentümlichkeit mag ebenso primitiv sein wie die an die Thysanuren gemahnende Art, nach der der wachsende Keimstreif sich unter Ventralkrümmung in den Dotter hineinbohrt, um schließlich die Serosa, von der sich sein besonders stark eingekrümmtes Hinterende (Kaudalkrümmung) inzwischen gelöst hat, mit dem Kopfende wieder zu erreichen und hier durch Vermittlung des Amnions mit ihr zu verschmelzen (Fig. 112b-e). Das Differenzierungszentrum (und Bildungszentrum, s. S. 202)

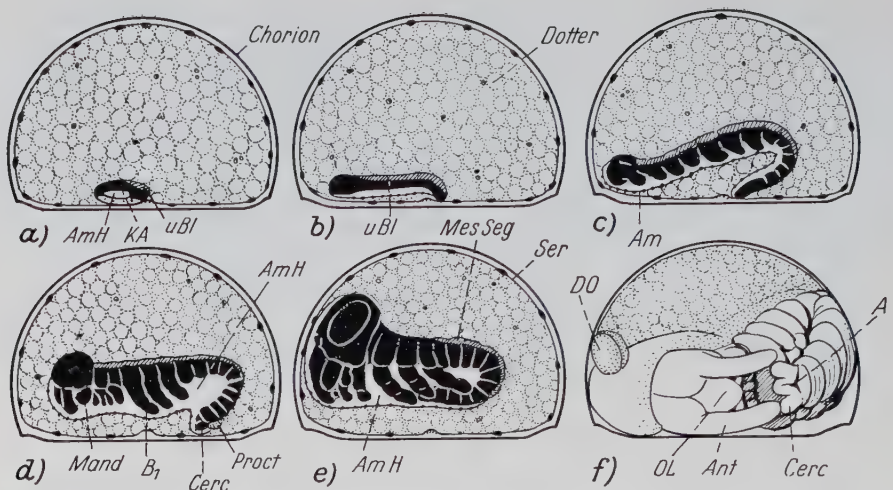


Fig. 112: Keimesentwicklung der Plecoptere *Allonarcys proteus*. (Vereinfacht nach A. MILLER).

a/e sagittale Längsschnitte durch das ganze Ei, Keimstreifenektoderm schwarz, unteres Blatt bzw. Mesoderm schraffiert. f Totalansicht, Keimstreif hell. a Bildung der Amnionhöhle, b/e Wachstum, Segmentierung und Blastokinese des Keimstreifs, f dessen Lage nach Abschluß der Blastokinese.

A = After, Am = Amnion, AmH = Amnionhöhle, Ant = Antenne, B<sub>1</sub> = Vorderbein, Cerc = Cercus, DO = Dorsalorgan, KA = Keimanlage, darunter peripher von AmH die Amnionanlage (hell), Mand = Mandibel, MesSeg = Mesodermsegment, OL = Oberlippe, Proct = Proctodaeum, Ser = Serosa, uBl = unteres Blatt.

fällt hier offenbar räumlich mit dem Furchungszentrum und dem Invaginationsendpunkt zusammen, die ganze Bewegungsabfolge dieses «Punktkeims» geschieht ohne wesentliche Dorsalkrümmung, im Gegensatz zu dem typischen eingestülpten (invaginierten) Keimstreif, bei dem die entsprechenden Vorgänge als Einrollung sich unter S-förmiger Krümmung des Keimstreifs vollziehen. Dieser Fall findet sich bei halblangen und nicht allzu extremen Kurzkeimen, bei denen der Eiraum verhältnismäßig beschränkt ist (Odonaten, Fig. 113b, 125a, viele Hemipteren, Phthiraptera, manche Orthopteroiden und Coleopteren), er ist im Schema in Fig. 113a bis d dargestellt: Durch Einstülpung am Hinterrand der Keimanlage versinkt zunächst deren Hinterende (a, b), dann allmählich der ganze, länger werdende Keimstreif in den Dotter, wobei er diesen zurückwölbt, seinen eigenen amnialen Rand miteinstülpt und so die Amnionhöhle bildet. Die S-förmige Krümmung kommt durch die Dorsalkrümmung bei der Einrollung und durch die Kaudalkrümmung zustande, die sich im Verlauf des Längenwachstums des Abdomens einstellt und ebenso an die Plecopteren erinnert wie die Verlötung des Amnions mit der Serosa, die nach dem Verschluß der Amnionhöhle am Kopfende stattfindet (Fig. 113d). Zuletzt liegt also der Keimstreifen mit seiner Ventralseite der dorsalen Chorionfläche zugekehrt, das Kopfende am Hinterpol des Eies im Dotter. Dasselbe Ergebnis hat die Einrollung beim extremen Kurzkeim (*Tachycines*, Fig. 111a<sub>2</sub>, a<sub>3</sub>), doch vermittelt dieser insofern zwischen dem typisch invaginierten Keimstreif und den Plecopteren, als die Keimanlage blastodermal angelegt wird, sich früh von der Serosa trennt und als einrollendes Ganzes, ohne Dorsalkrümmung, auf die Dorsalseite des Eies wandert (3. 4.), um erst hier durch die Tätigkeit der Segmentbildungszone eine Verlängerung (5.) und schließlich auch eine Kaudalkrümmung zu erfahren (a<sub>3</sub>, 6).

1.12.1.3.1.2. Durch **Überwachsung** entsteht die Amnionhöhle hauptsächlich beim typischen Langkeim ohne Segmentbildungszone (Fig. 110 a, b). Der Keimstreif behält hier die ventrale Lage bei, die die Keimanlage bereits hatte, die Blastokinese beschränkt sich auf eine Dorsalkrümmung, durch die sich der Keimstreif im Stadium der größten Längenausdehnung dem Eiraum anpaßt (Fig. 111 d<sub>2</sub> und 113 f), doch kann selbst sie ebenso wie die Kaudalkrümmung ausbleiben (Fig. 110, Gegenbeispiel *Drosophila*, Fig. 125b). Die an die Ränder der Keimanlage grenzenden Teile der Hüllenanlage wachsen in Faltenform über jene weg, die Falten (Amnionfalten, AmF, Fig. 115b), die vorn und besonders hinten am schnellsten wachsen, drängen sich zwischen die Keimanlage und die Eischale ein und vereinigen sich schließlich zu einer doppelwandigen Kuppel (Fig. 110 a, b). Die äußere Wand gehört zur Serosa (Ser), die nun den ganzen Keim samt dem Dotter umgibt, die innere bildet das Amnion. Im weiteren Verlauf kann entweder Dotter zwischen Amnion und Serosa eindringen, und es entsteht dann der versenkte (immerse) Keimstreif mit anfangsausgesprochener Dorsalkrümmung, wie ihn die Lepidopteren besitzen (Fig. 113 h–k), oder das Eindringen des Dotters unterbleibt, Serosa und Amnion werden sogar meist verlötet (Ausnahme Chrysomeliden, wie in Fig. 110) und es entsteht der oberflächliche (superfizielle) Keimstreif. Letzterer Fall trifft für viele Dipteren und Coleopteren zu (*Melolontha*, *Hydrophilus*), andere Coleopteren (*Tenebrio*, Fig. 126f), *Forficula* (Fig. 114 a) und die Neuropteren (*Chrysopa*, Fig. 111 c<sub>2</sub>) zeigen Übergänge zum invaginierten (primitiveren) Keimstreif, insofern als bei ihnen wenigstens das Hinterende des Keimstreifs unter Dorsal-



Fig. 113: a–g Die Bildung der Keimhüllen und die Blastokinese beim eingestülpten (invaginierten) Keimstreif. h–k Dasselbe beim eingesenkten (immersen Keimstreif). Mediane Längsschnitte, Keimstreifen schwarz, Dotter punktiert, Bauchseite links. DoO = Dotterorgan, ECU = Embryonalkutikula, Esp = Eizahn, HA = Hüllenanlage, KStr = Keimstreifen, lCu = Larvenkutikula, sonst wie Fig. 110.



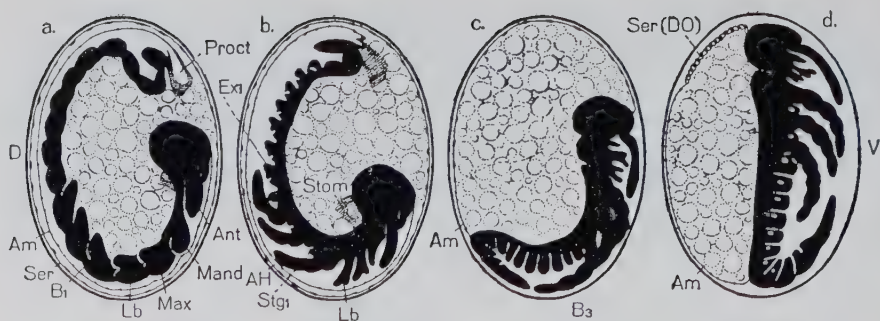


Fig. 114: Die Blastokinese bei *Forficula*. (Nach HEYMONS, aus WEBER). Ventralseite rechts, sonst wie Fig. 113. Zwischen a und b kontrahiert sich der Keimstreifen, zwischen b und c erfolgt die Hüllensprengung und beginnt die Umrollung.

AH = Amnionhöhle,  $B_1 = 1$ . Beinpaar, D = Dorsalseite,  $Ex_I = 1$ . Gliedmaßenanlage des Hinterleibs, Mand = Mandibel, V = Ventralseite, sonst wie Fig. 110.

(und Kaudal-)krümmung in den Dotter hinein oder außerhalb des Dotters an der Dorsal- seite des Eies emporwächst. Bei *Chrysopa* ist genau bekannt, daß es sich hier um einen halblangen Kopfumpfkern handelt, dessen kleine Segmentbildungszone, am hinteren Pol gelegen, die Abdominalsegmente vom vierten ab liefert, eben die Segmente, die dorsalwärts emporwachsen und so, die Amnionhöhle verlängern, eine rudimentäre Einrollung aus- führen, während der Rest der Keimanlage die ganze Ventralseite des Eies einnimmt und hier liegenbleibt.

**Abweichungen in der Zahl der Keimhüllen** von ihrer Vermehrung auf drei bis zum völligen Fehlen sind nicht selten.

Bei manchen Saltatorien kommt zum Amnion und der Serosa noch eine **dritte Hülle**, das Indusium, hinzu (*Xiphidium*). Bei den cyclorrhaphen Dipteren sind überhaupt nur (dorsale) Rudimente der Keimhüllen vorhanden, die bei der schnellen Verkürzung des Keimstreifs einen vorläufigen Rückenschluß bilden (Fig. 125b); bei den aculeaten Hymenopteren (Fig. 111d<sub>2</sub>) gibt es nur **eine Keimhülle**, die durch einfache Umwachsung vom Rand der Keimanlage her oder auf verwickeltere Weise gebildet und meistens als Serosa gedeutet wird, aber doch wohl eher dem Amnion entsprechen dürfte, das auch bei den Strepsipteren als einzige Keimhülle auftritt. Völliges **Fehlen der Keimhüllen** kennt man von manchen Ameisen (*Leptothorax*), einigen Schlupfwespen (*Idechthis*), den Collembolen und Dipluren (*Campodea*). Bei den viviparen Strepsipteren (S. 372) und gewissen entoparasitischen Schlupfwespen (Platygasteriden, Chalcididen, Braconiden) bildet sich aus verschiedenen Quellen (Strepsipteren: Dotterzellen, Schlupfwespen: Furchungszellen oder Richtungs- körperchen) ein Trophamnion, d.h. eine dicke, zellige Hülle, die Nährstoffe aus dem Körper der Mutter bzw. des Wirtes entnimmt und sie dem Keim mitteilt. Die genannten Schlupfwespen besitzen in der Regel nur diese eine Keimhülle, bei den Strepsipteren kommt das oben erwähnte typische Amnion hinzu.

#### 1.12.1.3.2. Die Bildung sekundärer Schalen

Im Gegensatz zu den zelligen Keimhüllen werden die sekundären Schalenbildun- gen von jenen oder vom Keimstreif selbst während der Entwicklung als Ausschei- dung gebildet:

Bei den Hemipteren (Aleurodinen, Aphidinen, *Rhodnius* u.a. Heteropteren) und man- chen Coleopteren wird im Verlauf der Früh- (oder Spät-)entwicklung der Dotterhaut eine



meist pigmentierte Schicht angelagert, die wenigstens bei *Rhodnius* von den Pleuropodien ausgeschieden werden soll. Bei den ebenfalls zu den Hemipteren gehörigen viviparen Polyceten und bei der gleichfalls viviparen Blattide *Diploptera dytiscoides* wird von den Fortsätzen der Pleuropodien zunächst eine «Pseudoplazenta» um den Keim herum gebildet und später eine schützende Kutikula ausgeschieden. Bei den Plekopteren und den Saltatorien *Tachycines* (Ensifera) und *Melanoplus* (Caelifera) ist es die Serosa, die eine der Kutikula der Epidermis ähnliche, bei *Melanoplus* aus einer wasserdichten, dünnen äußeren, epikutikularen und einer geschichteten, chitinhaltigen, dicken inneren, prokutikularen Lage bestehende Serosakutikula innerhalb der Eischale ausscheidet. Der Vergleich mit der epidermalen Kutikula stimmt auch insofern, als die innere Lage der Serosakutikula durch das Sekret der Pleuropodien, wie die Endokutikula durch die Exuvialflüssigkeit (s. S. 231), im letzten Abschnitt des Embryonallebens verdaut wird, wodurch das Auskriechen erst möglich wird. Die Funktion der Pleuropodien kann also im Einzelfall sehr verschieden sein.

#### 1.12.1.3.3. Der weitere Verlauf der Blastokinese

Von den oben beschriebenen Erscheinungen gehören die folgenden zur typischen Blastokinese (Keimesbewegungen):

a) Die **Ventralkrümmung**, die auch, als Reminiszenz an ursprünglichere Verhältnisse (Fig. 112), ausschließlich als **Kaudalkrümmung** in Erscheinung treten kann.

b) Die **Dorsalkrümmung**, die aus Mangel an Raum zustande kommt und mit (a) zusammen eine S-förmige Krümmung herbeiführen kann.

c) Die **Streckung des Keimstreifs** beim Wachstum, die bei Kurzkeimen mit starksprossender Segmentbildungszone besonders deutlich ist, aber auch sonst ausgeprägt sein kann (*Drosophila*, Fig. 125 b).

d) Die **Einrollung**, zeitlich mit (b) und (c) zusammenfallend und deren Ergebnis. Dazu kommen nun noch folgende Vorgänge:

e) die **Wiederverkürzung** (Kontraktion des Keimstreifs, Fig. 113 d–f, 114 b–d), die regelmäßig vor der Herstellung des Rückenschlusses eintritt und die zeitlich zusammenfällt mit

f) der **Ausrollung** (Umrollung) des Keimstreifs, die ebenso wie die Einrollung in typischer Form nur beim invaginierten und bei den Übergangsformen zum oberflächlichen Keimstreif stattfindet, die Einrollung rückgängig macht, den Keimstreif wieder in die normale Lage zum Dottersystem bringt (Ventrallage im Ei), die Amnionhöhle wieder eröffnet (s. S. 197) und damit die Herstellung des Rückenschlusses ermöglicht.

Beispiele sind neben den Saltatorien die Odonaten, die Hemipteren und die Phthiraptera (Fig. 125 e), doch gibt es unter den beiden ersteren auch Formen, bei denen besonders deutlich wird, daß die schon im Verlauf der Einrollung vorkommenden Bewegungen des Keimstreifs um die Eilängsachse bei der Ausrollung bedeutende Ausmaße annehmen können. Bei *Notonecta* z.B. (Fig. 125 d) gleitet der Keimstreif aus der Dorsallage, in die er durch eine leicht spiralig verlaufende Einrollung gelangt ist, in die Ventrallage zurück, indem er um die Eilängsachse rotiert, und erreicht dann durch eine schraubige Drehung mit dem zunächst noch am hinteren Eipol gelegenen Kopfende den vorderen Eipol (Ausrollung). Durch eine gleichartige Schraubenbewegung erreicht der Keimstreif von *Platycnemis* mit seinem Vorderende den vorderen Eipol, doch geschieht diese Ausrollung aus der Dorsallage heraus und der Keimstreif bleibt seitenverkehrt, mit der Rückenseite nach der Ventrallfläche des Chorion bis zum Auskriechen (Fig. 124 a und 125 c).

g) Die **Geradestreckung** des vorher dorsal eingekrümmten kontrahierten Keimstreifs (Fig. 113 f, 114 d) bildet den Abschluß der Blastokinese und die letzte Voraus-

setzung des Rückenschlusses, sie geht fast stets in eine Ventralkrümmung über, welche die Kaudalkrümmung einbezieht und von dieser vorbereitet war.

Nur beim typisch invaginierten Keimstreif sind alle unter (a) bis (g) genannten Erscheinungen vollständig vertreten, bei primitiveren Formen (Fig. 112) fehlen wenigstens (d) und (e) und beim typisch oberflächlichen Keimstreif können (c) bis (f) fehlen, ja es kann die ganze Blastokinese, wie im Schema Fig. 110, unterdrückt sein. Beim eingesenkten Keimstreif kommen außer der Dorsalkrümmung lebhafte Keimbewegungen vor, sie haben aber mit der Hüllenbildung nichts zu tun und sind überhaupt anderer Art als die oben beschriebenen Vorgänge der **typischen Blastokinese**, die offenbar auch ihrem Grad nach im Zusammenhang mit der  $\pm$  deutlichen Ausprägung einer Segmentsbildungszone (Fig. 111) stehen und als **primordiale Metamorphose des Kurzkeim-Eies** aufgefaßt werden können. Die in Fig. 112 dargestellte Entwicklung des «Punktkeims» von *Allonarcys* erscheint demgegenüber als relativ ursprünglich, ohne ausgeprägte Einrollung und Ausrollung.

#### 1.12.1.4. Der Verlauf der Definitiventwicklung

Die Sonderung der Organanlagen und die histologische Differenzierung setzen beim Kopfrumpfkkeim (Langkeim s. S. 187, 204) schon frühzeitig in der Primitiventwicklung ein, die Organe bilden sich unmittelbar, in situ, aus der Keimanlage heraus als beim Kopf- und Kopfthoraxkeim. Bei diesen werden, dem starken Sprossungswachstum entsprechend, die allgemeinen Differenzierungen, wie die Blastodermbildung, der Schichtenbau und die Segmentierung, gründlicher über den ganzen Keimstreif hin durchgeführt, bevor die Organe gebildet oder gar histologisch differenziert werden. Hier sollen nur die Grundzüge der späteren Keimesentwicklung an einem zwischen den beiden Extremen stehenden besonders gut bekannten Beispiel, an *Chrysopa*, geschildert werden (Fig. 115, vereinfachtes Schema Fig. 110), weiteres folgt bei den einzelnen Organsystemen. Einzelheiten ergeben sich aus Fig. 115.

##### 1.12.1.4.1. Die Organentwicklung einschließlich der histologischen Differenzierung

**1.12.1.4.1.1. Ektodermale Organe:** Vom äußeren Keimblatt aus bildet sich unmittelbar nach der Segmentierung und, wie diese, vom Differenzierungszentrum aus fortschreitend, das zentrale Nervensystem (Bauchmark, BM, Fig. 110), dessen segmentale Gliederung im Embryonalstadium zunächst so streng ist (Fig. 125 b), daß das embryonale Ganglienpaar neben dem Paar von Extremitätenknospen und von Coelomsäckchen das **dritte** wichtige Kennzeichen eines echten Segmentes bildet. Aus dem Ektoderm sprossen Zellen nach innen, wachsen zu großen Neuroblasten (NBl) heran, teilen sich lebhaft und bilden schließlich umfangreiche paarige Massen kleinerer Zellen (GgZ), deren Querverbindung zunächst durch die ursprünglich der Mittelplatte benachbarten, nach deren Versinken sich median vereinigenden ektodermalen Zwischenstreifen hergestellt wird (ZS). Während deren Zellen immer höher werden, differenzieren sich die rundlichen Abkömmlinge der Neuroblasten vollends zu Ganglienzellen durch Bildung von Ausläufern, die die Quer- und Längsverbindungen zwischen den Ganglienmassen herstellen (Fig. 115 k, l, s. auch S. 104) und formen so die Bauchganglienlinie aus (s. S. 128), die sich zuletzt von der an der Oberfläche gebliebenen Ektodermsschicht, der Epidermis (Epid), löst. Äußerlich zeichnen sich diese Vorgänge früher oder später durch das Hervor-





treten paariger Neuralwülste (NW, Fig. 110c<sub>1</sub>, Fig. 115i–m) ab, die eine mediane Neuralrinne (NR) flankieren. Weiter seitlich am allmählich verbreiterten Keimstreif entstehen, ebenfalls streng segmental, als zuerst grubenförmige, dann röhrenförmige Ektodermeinstülpungen die Tracheen (Tr), die später zum Tracheensystem miteinander verschmelzen. Ihre Mündungen ergeben die Stigmen (Stg, s. S. 148). Auch die künftigen trichogenen Zellen (trZ, Fig. 115) werden um diese Zeit, nach den Seiten hin fortschreitend, differenziert.

**1.12.1.4.1.2. Mesodermale Organe und Leibeshöhle:** Gleichsinnig schreitet auch das Mesoderm mit seinem Wachstum und seiner Differenzierung fort. Die dem Ektoderm benachbarte Wand der Coelomsäckchen, das parietale oder somatische Blatt (Somatopleura, pB), verdickt sich stark und differenziert sich allmählich, im Sinne von Fig. 115d–m, zur Skelettmuskulatur. Die Anlage des Rückengefäßes bilden die Cardioblasten (Card), die lateral, an der Umschlagstelle zu dem dem Dotter anliegenden viszeralen oder splanchnischen Blatt (Splanchnopleura, vB) gelegen sind, dessen benachbarte Zellen die Darmmuskulatur (DM) liefern, während es sich medial vom parietalen Blatt löst. Aus der so entstandenen freien Kante des viszeralen Blattes sproßt der Fettkörper (FK), dessen Zellen sich rasch differenzieren, in die Leibeshöhle hinein, die aus dem Zusammenfluß des Coeloms (Coel) mit dem unterdessen zwischen Mittelstrang und Dotterspiegel entstandenen Spaltraum, dem Epineuralsinus (EpiS) entsteht. Die endgültige **Leibeshöhle** ist also ein **Mixocoel**, zusammengeflossen aus dem Coelom und einem Spaltraum.

An den Wänden der Coelomsäckchen bilden sich bei manchen Formen) z.B. *Hydrophilus*) die **Urgeschlechtszellen**, die später in allen Fällen vom Mesoderm in Gestalt der Geschlechtsleisten (s. S. 166) aufgenommen und so von der Leibeshöhle abgekapselt werden. Sehr häufig entstehen die Urgeschlechtszellen indessen schon früher, nämlich entweder schon vor der Blastodermbildung als sog. Polkörperchen, d.h. Abkömmlinge eines oder mehrerer Furchungskerne, die dem hinteren Eipol anliegen (viele Dipteren, Fig. 125b, Siphonapteren, Neuropteren, Coleopteren), oder wenigstens, wie bei den Lepidopteren und Aphidinen, gleich nach der Blastodermbildung als Zellmasse im hinteren Eiteil. Eine Mittelstellung nehmen die Schaben ein, bei denen die Urgeschlechtszellen während der Mesodermbildung entstehen. Die frühe Sonderung ist in der Regel mit einer besonderen Kennzeichnung der Keimbahn (Polplasma) verbunden und Anzeichen der Zugehörigkeit zum Mosaiktyp der Entwicklung (s. S. 205).

**1.12.1.4.1.3. Entodermale Organe:** Der Mittelstrang gibt schon früh die künftigen Blutzellen in die Leibeshöhle hinein ab und kann sich auf diese Weise ganz auflösen (Fig. 115h ff., BLZ), er kann sich aber auch am Aufbau des Mitteldarmepithels beteiligen und wird daher auch als Mesentoderm bezeichnet. Im übrigen ist zur Fortsetzung dessen, was auf S. 186 über die Entwicklung des Mitteldarms gesagt wurde, nur noch folgendes hinzuzufügen: Das zunächst fast plattenförmige Entoderm wächst allmählich nach dem Rücken empor (Fig. 110c, e, e<sub>1</sub>), umwächst dabei allseitig den Dotter und umfaßt ihn schließlich ganz. Der Rest des eingeschrumpften Dotters gelangt so in die Mitteldarmhöhle und wird hier verdaut (Fig. 110f<sub>1</sub> und 115n). Der durchgängige Darm entsteht vermittels Durchbruch vom Stomobzw. Proctodaeum zum Mitteldarm, die Herstellung der letzteren Verbindung wird in manchen Fällen in die postembryonale Zeit verschoben (S. 240). Die Malpighigefäße bilden sich als Ausstülpungen an der Grenze zwischen Mitteldarm und Proctodaeum, typischerweise aus dem letzteren, also als ektodermale Bildungen.

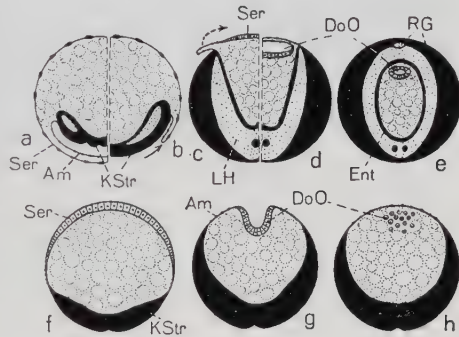


#### 1.12.1.4.2. Der Rückenschluß und die Beseitigung der Keimhüllen

Dem den Dotter umwachsenden und am Rücken sich zusammenschließenden Entoderm folgen gleichsinnig die beiden anderen Keimblätter, wobei die Cardiolblasten beider Seiten sich schließlich zusammenlegen und das Rückengefäß bilden (Fig. 110f<sub>1</sub>, RG). Durch das Heraufwachsen des Entoderms an den Seiten des Eies wird der länglich-flache, bereits segmentierte Keimstreif mehr und mehr zu dem drehrunden Insekt, dessen länglich-walzige Körpergestalt mit der Herstellung des ektodermalen Rückenschlusses herausgearbeitet ist (Fig. 110f<sub>1</sub>, 113g). Gleichzeitig wird auch die histologische Differenzierung zu Ende geführt, aus Organanlagen werden arbeitsbereite Organe (s. unten), und die Keimhüllen werden auf eine je nach ihrer ursprünglichen Gestaltung verschiedene Art beseitigt:

Unter den Formen mit zwei Keimhüllen wird beim eingestülpten und in der Regel auch beim oberflächlichen Keimstreif die Verlötungsstelle zwischen Serosa und Amnion aufgerissen (Fig. 112e, f, 113d, e), die wiederhergestellten Amnionfalten werden dorsal- und kopfwärts gedrängt (Fig. 112, 113e-f, 114, 116a-d, 125a), und die Serosa (Fig. 113f-h) versinkt in der Nackengegend des Embryos im Dotter als ein organähnliches Gebilde, das **Dorsalorgan** (DO), das röhrenförmig (Fig. 112, 113, 116d, g, durch

Fig. 116: Zwei Beispiele für die **Beseitigung der Keimhüllen**. Querschnitte. Obere Reihe *Hydrophilus* (Aus LANG); untere Reihe *Oecanthus*. (Aus IMMS). a-b Hüllensprengung und seitliches Emporwachsen des Keimstreifens mit Verdrängung der Keimhüllen. c Beginn des Überklappens des Amnionrestes nach der Rückenseite. d Bildung des röhrenförmigen Dorsalorgans DoO und e Versinken desselben im Dotter (Mitteldarm Ent). f Hüllensprengung beendet, Serosa dorsalwärts emporgedrängt und kontrahiert, g dieselbe eingefaltet und h im Dotter versunken und in einzelne Zellen aufgelöst. Abkürzungen wie in Fig. 110.



Faltung entstanden) oder gleich als Zellhaufen erscheinen kann und sich schließlich im Dotter auflöst. Wo beim oberflächlichen Keimstreif keine Verlötung von Amnion und Serosa erfolgt war (Chrysomeliden u.a.), bleibt die Serosa ganz außerhalb des Keims, das Amnion z. T. ebenfalls, zum anderen Teil wird es als amnionales Dorsalorgan in den Dotter gedrängt (Fig. 110e, f<sub>1</sub>, DO). Beim versunkenen Keimstreif (Lepidopteren) bleibt im Verlauf der Entstehung des Rückenschlusses zunächst eine nabelstrangartige Verbindung zwischen Keim und Dotter erhalten (Fig. 113i, k, NSt), die schließlich auch abreißt. Der Dotterrest wird von der Junglarve vor Verlassen der Eihülle gefressen.

Auch bei Formen mit nur einer Keimhülle (Hymenopteren) geht diese außerhalb des Embryos zugrunde. Trotzdem gibt es hier gewissermaßen als ein Rudiment eine Ars Dorsalorgan, vergleichbar dem der Chrysomeliden.

### 1.12.1.5. Das Auskriechen

Das Herannahen des Auskriechens der Junglarve gibt sich dadurch zu erkennen, daß die nunmehr histologisch ausdifferenzierten Organe anfangen, ihre Tätigkeit aufzunehmen. Die Epidermis beginnt bei den Hemimetabolen und einigen niedrigstehenden Holometabolen (*Sialis*, *Chrysopa*, *Tenebrio*, Silphiden) schon frühzeitig mit der Chitinbildung und stellt so eine Embryonalkutikula her, die den Körper der in Entstehung begriffenen Junglarve samt seinen Anhängen überzieht und die den meisten Holometabolen fehlt. Bei diesen ist daher der Embryo weniger in seinen Bewegungen behindert, die jetzt anfangen, da die Muskeln ihre Kontraktionsfähigkeit gewinnen. Die pulsierenden Organe fangen an zu schlagen, die Darmperistaltik setzt ein und führt zunächst zur Aufnahme der Amnionflüssigkeit in den Darm, wobei der Embryo anschwillt und nun die Eischale vollkommen ausfüllt. Frühestens jetzt, nach der äußeren Abtrocknung des Embryos und dem Beginn der Tätigkeit der inneren Organe, erfolgt, anscheinend meist durch jene erst ermöglicht, durch diese hervorgerufen, die Füllung des vorher flüssigkeitshaltigen Tracheensystems mit Luft, und die Tracheenatmung kann einsetzen.

Die zum Auskriechen selbst nötige **Zerstörung der Eischale** geschieht auf sehr verschiedene Art:

Sekundäre Schalenbildungen können durch das Sekret der Pleuropodien aufgelöst werden (S. 192).

Das Chorion wird bei den Lepidopteren und manchen Coleopteren von der Junglarve einfach aufgebissen. Sonst wird es durch Druck zersprengt, wobei der oft durch Verschlucken von Luft (Anopluren z.B.) gesteigerte Binnendruck der Leibeshöhle bisweilen durch Muskelkontraktionen noch erhöht wird. Sogar eigene, später verschwindende Muskelgruppen dienen bei manchen Formen der Aufgabe einer örtlichen Druckerhöhung (*Gryllus* u.a. Saltatorien). Nur bei dünnchaligen Eiern genügt dieser Druck allein zur Sprengung der Schale; meist gibt es besondere Vorrichtungen, die sie erleichtern, **vorgebildete Bruchlinien** im Chorion, die, in der Regel kreisförmig, einen Deckel abgrenzen, der abgesprengt wird (bei den meisten Heteropteren, Fig. 117a, Phthiraptera u.a.), oder strahlig angeordnet sind (Corixiden) oder schließlich, wie bei den Musciden, eine bewegliche Zunge loszusprengen gestatten (Fig. 117d). Sehr häufig sind auch **Eizähne** (Oviruptoren), die als paarige oder unpaare, stark sklerotisierte Sägen, Schneiden oder Dorne am Labium (Silphiden) oder an der Stirnseite der **Embryonalkutikula** liegen (Fig. 113g, ES<sub>p</sub>, Orthopteroiden, Odonaten, Hemipteren, Fig. 117a, Copeognathen, Fig. 118<sub>s</sub>, primitive Neuropteroidea und viele andere) oder als Differenzierungen der Kutikula der Junglarve selbst, als persistente Eizähne, an der Stirn (Aphanipteren, Fig. 117b, Dipteren u.a.), an den Mundwerkzeugen (*Machilis*) oder dem Rumpf (Lamellicornier, Fig. 117c) auftreten. Die Eizähne dienen entweder zum Durchschneiden des Chorions nach Art von Büchsenöffnern (Fig. 117b, 118, Psylliden u.a.) oder als Druckkanten zur Vereinigung des vom Embryo ausgeübten Druckes auf eine bestimmte Stelle des Chorions bzw. auf eine vorgebildete Bruchlinie (Fig. 117a).

Aus der entstandenen Öffnung drängt sich die Junglarve durch Betätigung ihrer Gliedmaßen oder, wenn sie noch von einer Embryonalkutikula umgeben und dadurch ziemlich steif ist, durch fast unmerkliche peristaltische Bewegungen der Rumpfmuskulatur heraus. Solche Bewegungen bewirken auch das Abstreifen der Embryonalkutikula, die vorher durch Streckung des Körpers, vielfach unter (erneuter) Aufnahme von Luft in den Darm (Copeognathen Fig. 118, Anopluren) gesprengt worden war. Sie bleibt nun an oder in der Eischale zurück samt den ihr zugehörigen Eizähnen (Fig. 118<sub>9a</sub>). Damit hat die Junglarve ihre volle Beweglichkeit und endgültige Körpergestalt gewonnen.

Fig. 117: Verschiedene Formen der Sprengung der Eischale.

**a** Ei einer Pentatomide mit kreisförmiger vorgebildeter Bruchlinie, gegen die sich der embryonale Eizahn EZ (in **a<sub>1</sub>** genauer gezeichnet) stemmt. (Nach HEYMONS). **b** Ei eines Flohs (*Ceratophyllus wickhami*). Die Junglarve hat das Chorion mit dem persistenten Eizahn EZ durchschnitten (→) und kriecht eben aus. (Nach WIGGLESWORTH). **c** Das Auskriechen der Lamellicornierlarve *Anomala aenea* nach Durchschneiden des Chorions mit dem thorakalen persistenten Eizahnpaar (EZ). (Nach RITTERSHAUS). **d** Auskriechen einer Fliegenmaden *Lucilia sericata*. (Nach WIGGLESWORTH). p Br = vorgebildete Bruchlinien, Dh = zersprengte Dotterhaut.

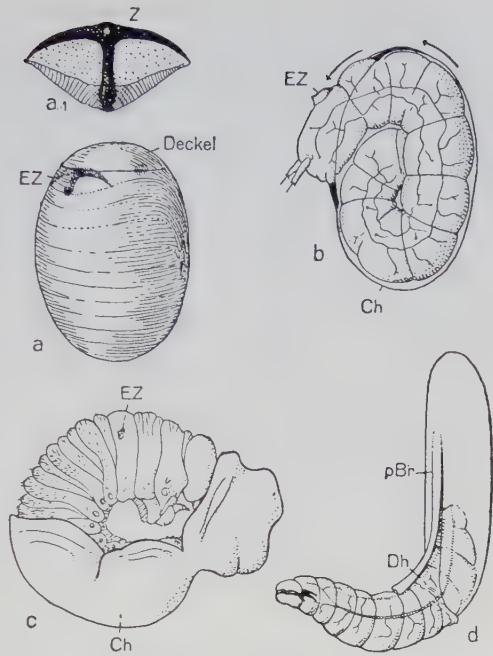
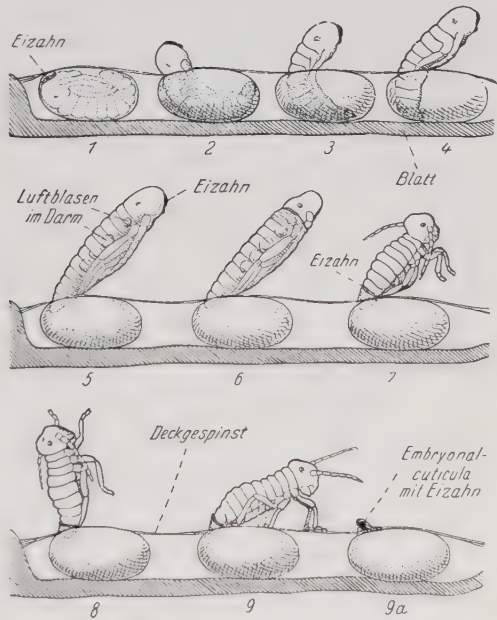


Fig. 118: Das Auskriechen des Copeognathen *Ectopsocus meridionalis*, in 10 Phasen an schematischen Schnitten durch das Gelege und seine Gespinstdecke dargestellt. (Nach WEBER).

1 Der Embryo in der Eischale, 2, 3, 4 Eischale durchschnitten, der Embryo drängt heraus und 5 schluckt Luft, 6 sprengt die Embryonalkutikula, 7-9 befreit sich aus ihr und wird damit beweglich. 9a die geschrumpfte Embryonalkutikula auf der leeren Eischale.



### 1.12.1.6. Die Bedingungen der Keimesentwicklung

#### 1.12.1.6.1. Die äußeren Entwicklungsbedingungen

Äußere (exogene) Faktoren können als **spezifische Entwicklungsreize** Reaktionen des werdenden Organismus in Gestalt bestimmter (abgeänderter) Entwicklungsvorgänge bewirken und damit Modifikationen hervorrufen, eine Tatsache, die an der postembryonalen Entwicklung als an dem besser geeigneten Beispiel näher erörtert werden soll. Dagegen läßt sich an der Keimesentwicklung besonders klar die Bedeutung äußerer Faktoren als **Vorbedingungen für das Entwicklungsgeschehen überhaupt** demonstrieren: Sauerstoff, Wasser, Wärme ermöglichen die Keimesentwicklung, ohne den besonderen Charakter ihres Ablaufs zu bestimmen:

1.12.1.6.1.1. Wie jedes in der Entwicklung begriffene Lebewesen, so hat auch der werdende Keim infolge des lebhaften Baustoffwechsels einen erheblichen **Sauerstoffbedarf**. Die Eihüllen sind für Gase durchlässig; der Gasaustausch, die äußere Atmung des Eies, erfolgt entweder durch Poren der ganzen Oberfläche oder durch besonders verdünnte oder durchbohrte Atemvorrichtungen des Chorions (z.B. Fig. 241 a, c, 242) und führt zu einer Aufnahme des Sauerstoffs, bis gegen Ende der Keimesentwicklung (s. S. 198), zuweilen auch erst nach dem Auskriechen, die Tracheenatmung einsetzt.

1.12.1.6.1.2. Der Bedarf an Nahrungsstoffen wird, abgesehen von viviparen Formen (S. 180, 279) und entoparasitischen Schlupfwespen (S. 180), aus dem Dotter gedeckt, der auch eine gewisse Wassermenge enthält.

Da das Chorion bzw. die Serosakutikula bei Formen, deren Eier im Trockenen abgelegt werden, gleich der äußeren Kutikula (S. 20), aber auf der Innenseite des Chorions, mit einer wasserdichten Wachsschicht versehen sind, können hier Wasserverluste weitgehend vermieden werden. Daß solche nicht ganz vermeidbar sind, geht aus den Entwicklungsverzögerungen oder -hemmungen hervor, die vielfach mit abnehmender Luftfeuchtigkeit eintreten. Gleiche Erscheinungen stellen sich mit steigendem Salzgehalt des Mediums, also ebenfalls bei Steigerung des Wasserentzugs, bei Eiern ein, die sich im Wasser oder in feuchten Medien, z.B. im Boden oder in Pflanzenteilen entwickeln. Brackwasser wird daher von den Eiern der wenigsten Süßwasserinsekten ertragen (manche Wasserwanzen);

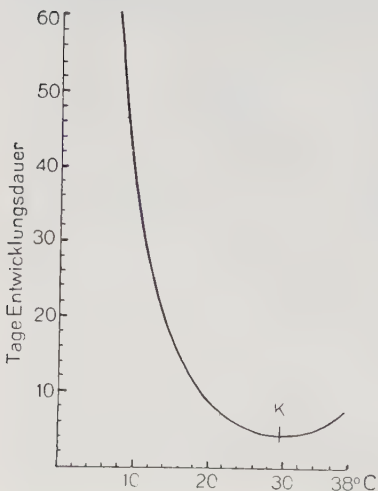


Fig. 119: Die **Abhängigkeit der Entwicklungsdauer** der Eier der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* **von der Temperatur**. Kurvenmäßig dargestellt, kaum schematisiert. (Nach JANISCH).

Die Eier sind von der Ablage an bei verschiedenen gleichbleibenden Temperaturen gehalten, und die Entwicklungsdauer in Tagen ist in das Koordinatensystem eingetragen. Der Temperaturpunkt für die kürzeste Entwicklungszeit (K) liegt wenig unter 30°, die untere Entwicklungsgrenze etwas unter 10°, die obere etwa bei 38°C.



Eier, die, wenn auch nur mit stilartigen Chorionfortsätzen, in grünen Blättern befestigt sind, werden in der Weiterentwicklung behindert, wenn die Blätter welken oder gar vertrocknen (Aleurodinen). In diesem Fall dient die dünnwandige Endblase des Chorionfortsatzes, bei gewissen Saltatorien (z.B. *Melanoplus*) eine kreisförmige, verdünnte, durchlässige Stelle der Serosakutikula die *Hydropyle*, als Ort der Wasseraufnahme. Bei anderen Eiern kann diese an der ganzen Oberfläche erfolgen und führt oft zu einer Vergrößerung des Eivolumens bis auf das Doppelte (viele Orthopteroidea, Heteroptera, Diptera). Bei Musciden wird dabei das Chorion oft gesprengt und das Ei ist nur noch von der verstärkten Dotterhaut umgeben. Die Wasseraufnahme scheint stets ein aktiver (Lebens-)Prozeß zu sein und nicht einfach auf Osmose zu beruhen. Sie steigert sich (z.B. bei *Melanoplus*) ohne Rücksicht auf das Vorhandensein der Eischale mit der Intensität des Stoffwechsels.

1.12.1.6.1.3. Der Stoffwechsel erfährt seinerseits mit Erhöhung der **Temperatur** eine Steigerung seiner Intensität. Sie kommt bei der Keimesentwicklung wie bei der Entwicklung überhaupt bis zu einer bestimmten optimalen Temperatur als Entwicklungsbeschleunigung zum Ausdruck, in überoptimalen Temperaturzonen als Wiederverlangsamung, bis bei einer dem Optimum nahegelegenen oberen Temperaturgrenze der Hitzetod eintritt (Fig. 119). Ihm entspricht unterhalb der unteren Temperaturgrenze der Entwicklung der Kältetod. Im einzelnen zeigen sich hier wie bei der Abhängigkeit vom Wasser die im ökologischen Abschnitt in größerem Zusammenhang geschilderten Unterschiede von Art zu Art, die die Lage der Reaktionsgrenzen, der Optima, die Erscheinungen der Latenz (Dormanz) usw. betreffen (S. 516ff.).

#### 1.12.1.6.2. Die inneren Entwicklungsbedingungen

Das zeitliche Nacheinander der einzelnen Vorgänge der Keimesentwicklung ist der äußere Ausdruck für die ursächlichen, höchst verwickelten Zusammenhänge zwischen diesen Vorgängen, deren Enträtselung sich die experimentell arbeitende **Entwicklungsphysiologie** zur Aufgabe macht. Durch Eingriffe in den Entwicklungsverlauf, durch Einschnitten, Schnüren, Brennen, Pressen oder Bestrahlen des Keims, werden veränderte innere Bedingungen geschaffen, und an den entstehenden Folgen werden die **endogenen** (inneren) **Bedingungen** der normalen Entwicklung abgelesen. Dabei stellt sich für den Insektenkeim folgendes heraus:

Die **Furchungskerne** gehen zwar in allen Fällen, wenn auch aus verschiedenen Ursachen, bestimmte Wege (Fig. 121a), schaltet man aber z.B. nach der ersten Furchungsteilung den einen Tochterkern aus, ohne das Plasmasytem zu schädigen, so entwickelt sich doch ein normaler Keim. Die Furchungskerne sind, mit anderen Worten, *isopotent*; die im folgenden geschilderten Unterschiede beruhen auf Eigenschaften des plasmatischen Systems.

Genauer gesagt handelt es sich allerdings um Reaktionen zwischen diesem und den Kernen, wenn man nun auf Grund des Verhaltens des Eies zu **Beginn der Entwicklung** zwei entwicklungsphysiologisch verschiedene Eitypen zu unterscheiden vermag:

1.12.1.6.2.1. Der **regulative Eityp** (Regulationstyp) ist bei den Saltatorien, Phasmiden, Odonaten, bei Hemipteren und anderen Hemimetabolen nachgewiesen, d.h. bei Formen mit relativ kleinem beweglichem Keim und ausgeprägter Segmentbildungszone. Das Periplasma kann fehlen, baulich besonders ausgezeichnete (strukturell determinierte) Stellen kommen an ihm nicht vor. Dem entspricht die verhältnismäßig große Freiheit der Entwicklung; nur wenige Orte des Eies sind zu Beginn der Entwicklung qualitativ besonders ausgezeichnet, Schnürungen und Ein-

schnitte in die Keimanlage ergeben daher leicht Zwillingsbildungen, ganze Zwerge oder Doppelbildungen, Larven mit zwei Hinterenden usw., je nachdem wann und wo der Eingriff stattfand (Fig. 120). Die im Begriff der Selbstregulation liegende Fähigkeit, aus getrennten Teilstücken je ein harmonisches Ganzes aufzubauen, gilt also hier, wenn auch nur innerhalb gewisser Grenzen, die durch die Abhängigkeit der Keimteile voneinander gesetzt sind und sich am besten aus folgenden Beobachtungen am Libellenei ergeben (*Platycnemis*, Fig. 121):

Wird vor der Verteilung der Furchungskerne eine Strecke vor der schraffierten Zone des Eies eine lockere Schnürung gelegt, die zwar Flüssigkeiten, nicht aber Kernen den Durchtritt gestattet, so ist das Ergebnis Dotterfurchung ohne Bildung einer Keimanlage. Legt man die Schnürung nach der gleichmäßigen Verteilung der Furchungskerne (b) ebenfalls vor die Grenze der schraffierten Zone etwa bei DZ, so tritt bei lockerer Schnürung keine Regulation ein, sondern vor der Schnürstelle, dem Differenzierungszentrum, entstehen herkunftsgemäß Kopf-, hinter ihr Thorax- und Hinterleibssegmente. Bei straffer Schnürung entwickelt sich sogar nur hinter der Schnur eine Teilkeimanlage, wie im vorhergehenden Fall, davor verhält sich das Blastoderm wie die Hüllenanlage.

Der hintere Teil des Eies erweist sich durch diese Versuche als ein **Bildungszentrum** (BZ), dessen Wirkung zur Auslösung der Bildung der Keimanlage unerlässlich ist. Die Tatsache, daß bei nicht vollständiger Schnürung, die zwar Kernen,

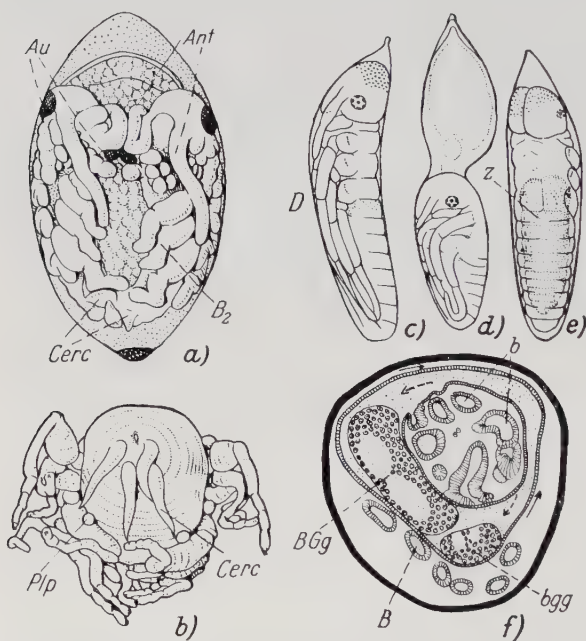


Fig. 120: Entwicklungsphysiologische Typen: regulative Entwicklung:

a, b Gewächshausschrecke *Tachycineta asymmaros*.

(Nach KRAUSE aus SEIDEL).

Zwillingsbildung nach Anstich des Eies. a Ventral-

ansicht vor der Umwachsung, b Kaudalansicht nach der Umwachsung des Dotters.

c/f *Platycnemis pennipes*. (Nach SEIDEL). c Normaler Keim kurz vor dem

Auskriechen, d Zwergkeim ungefähr gleichen Alters, erzeugt durch Schnürung

des Eies im Vierkernstadium. e Zwergzwilling nach Spaltung des Eimaterials zu

Beginn der Furchung, eingeschlossen im größeren Zwilling, der ihn, wie f im

Querschnitt zeigt, beim Rückenschluß umwachsen hat

und dabei seine Außenseite nach innen einrollte. Chorionschwarz.

Ant = Antenne, Au = Auge, B<sub>2</sub> = Mittelbein, B, b = Bein des größeren und des Zwerg-

zwillings, BGg, bgg = Bauchganglion derselben, Cerc = Cerci, D = Dorsalseite des Eies,

Plp = Pleuropodien, Z = Zwergzwilling (punktirt). --> = eigentliche Richtung des

Rückenschlusses des letzteren, vom großen Zwilling in Richtung → gezwungen, daher Um-

stülpung des Zwergs.

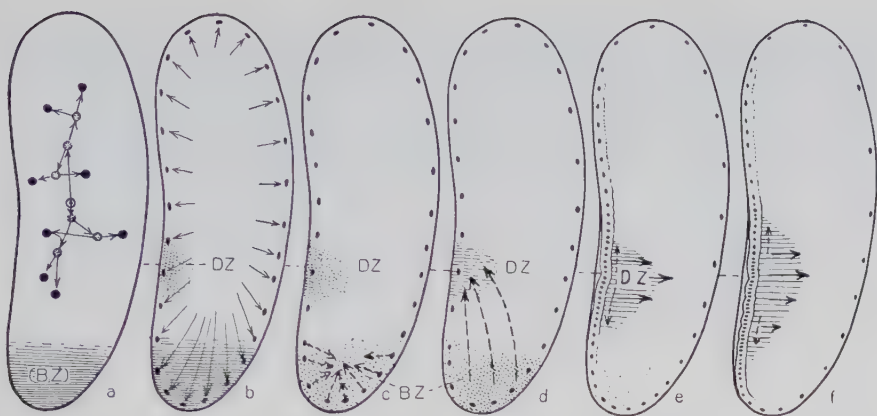


Fig. 121: Schematische Übersicht der während der Furchung und der Ausbildung der Keimanlage des Libelleneies ablaufenden **physiologischen Vorgänge**. (Gezeichnet auf Grund der Ergebnisse SEIDELS).

a Typischer Ablauf der Furchungsteilungen ( $\rightarrow$ ) bis zum 8-Kernstadium. (BZ) = Bildungszentrum vor der Aktivierung.

b Die Furchungskerne bilden das Blastoderm und wandern dabei auch in das künftige Bildungszentrum ein ( $\rightarrow$ ).

c Die Furchungskerne aktivieren das Bildungszentrum ( $\rightarrow$ ).

d Das aktivierte Bildungszentrum sendet Stoffe aus, die auf den Dotter in der Gegend des künftigen Differenzierungszentrums (DZ) Wirkung ausüben ( $-\rightarrow$ ) und

e diesen zur Kontraktion und Abhebung vom Chorion an dieser Stelle veranlassen ( $\rightarrow$ ). Die Folge ist Zuwanderung von Blastodermkernen und der Beginn der Differenzierungsvorgänge, die

f nach vorn und hinten wellenartig fortschreiten ( $-\rightarrow$ ).

aber nicht flüssigen Stoffen den Durchtritt verwehrt, die Auslösung nicht verhindert wird, gestattet den Schluß, daß es humorale Wirkungen sind, die vom Bildungszentrum ausgehen. Die Aktivierung des Bildungszentrums erfolgt, wie die früh gelegte Schnürung beweist, mit der Einwanderung der Furchungskerne in den hinteren Eiteil durch deren Wirkung auf ihre Umgebung, und man kann so die in Fig. 121 a-d schematisch dargestellten Vorgänge (s. Figurenerklärung) als den im sichtbaren Entwicklungsverlauf größtenteils nicht zum Ausdruck kommenden Beginn der Frühentwicklung zusammenfassen.

Von nun ab zeigt sich erst das **Differenzierungszentrum als Höhepunkt eines** nach vorn, nach hinten und lateralwärts absinkenden **Differenzierungsgefälles**.

Dies kam bereits darin zum Ausdruck, daß schon eine in seiner Gegend gelegte lockere Schnürung die Regulationsfähigkeit aufhob. Legt man die Schnur locker oder fest vor oder hinter dem Differenzierungszentrum, so bildet immer nur der Teil die Keimanlage aus, der das Zentrum enthält. Abtötung der Blastodermzellen durch Brennen im ganzen Bereich des Zentrums verhindert dagegen seine Wirkung nicht, wenn der Dotter ungeschädigt bleibt; die getöteten Zellen werden von benachbarten Blastodermteilen aus ersetzt. Dagegen kann durch örtliche Bestrahlung des Dotters eine Kontraktion desselben und ein Zusammenströmen von Blastodermzellen an der bestrahlten Stelle erzielt werden. Aus all dem folgt im Sinne von Fig. 121 d-f:



Das Bildungszentrum ist mit seiner stoffaussendenden Wirkung mittelbare Voraussetzung für die Entstehung der Keimanlage; es aktiviert das primordiale Differenzierungszentrum, das unmittelbar die Ausbildung der Keimanlage herbeiführt. Dabei werden zunächst nicht die Blastodermzellen verändert, sondern vom Dotter der Gegend des Differenzierungszentrums gehen die Differenzierungsvorgänge aus, Netzplasma und Deutoplasma reagieren hier als Ganzes, als System, auf die vom Bildungszentrum ausgesandten Stoffe durch Zusammenziehung und Abhebung vom Chorion. Die Folge ist ein Zusammenströmen von Blastodermzellen unter lebhafter Teilung an der Abhebungsstelle und ein wellenartiges Fortschreiten dieser Zellansammlung nach vorn und hinten in demselben Maße wie die Abhebung des Dotters fortschreitet (Fig. 121e, f). Das Dottersystem ist also die Matrice der Keimanlage, das Differenzierungszentrum Mittelpunkt eines Wirkungsfeldes, ohne daß ein Stoff Träger der Wirkung ist. Daher kann auch schon eine lockere Schnürung diese Wirkung abschirmen.

Wie groß trotz der beschriebenen Einschränkungen die Freiheit der Entwicklung beim Regulationstyp ist, geht daraus hervor, daß die Lage des tatsächlichen Anfangspunktes der Differenzierung des Mesoderms und des Prothorax, das effektive Differenzierungszentrum, sich z.B. bei *Tachycines* noch im Stadium der einschichtigen Keimanlage seitlich verschieben läßt (eine Längshälfte der Keimanlage entwickelt sich wie eine normale) und daß man noch zu Beginn der Bildung der Mittelplatte die vordere Hälfte des Vorderkopfgebiets oder die beiden hinteren Drittel der Segmentbildungszone ohne Schaden fortnehmen kann. Auch bei *Platynemis* mit ihrer weniger ausgeprägten Segmentbildungszone kann sich das Differenzierungszentrum mit den Grenzen des verfügbaren Eiraumes verschieben; die harmonische Gestaltung bleibt dadurch gewahrt. Wird z.B. der Dotter durch oberflächliche Ultraviolettbestrahlung im hinteren Teil in seiner Bewegungsfähigkeit gehindert, so verschiebt sich das Zentrum eine ganze Strecke weit nach vorn, und das kann so weit getrieben werden, daß der Kopf des werdenden Keims eben noch Platz hat. Unter eine bestimmte Größe kann dabei der Keim nicht verzweigen (Fig. 120), denn das Differenzierungszentrum im üblichen, weiteren Sinn des Wortes, d.h. der Faktorenbereich, dessen Anwesenheit die notwendige Voraussetzung für das Einsetzen einer Differenzierung überhaupt bildet, verschiebt sich nicht.

Die primordiale Richtungsorganisation des Eies wird auf die Keimanlage übertragen; denn die Ausbildung der Körpergrundgestalt beginnt ventral im Prothorax und ergreift immer wieder weiter davor und dahinter liegende sowie seitwärts benachbarte Keimteile. Die Entwicklungsleistungen isolierter Partien des Keimsystems lassen die Verteilung der Bildungstendenzen erkennen (Fig. 122), und daraus kann eine metamerische und eine nachfolgende bilaterale **intrablastermatische Selbstgliederung** der Keimanlage bzw. ihrer segmentalen Blasteme erschlossen werden.

Aus der Regulationsfähigkeit der Teile des Keimsystems von *Tachycines* ergibt sich die in Fig. 122 dargestellte Verteilung der Bildungstendenzen. Im Differenzierungszentrum I. Ordnung ist die Invaginationstendenz bipolar konzentriert und damit die Grenze zwischen Kopf und Rumpf festgelegt. Während der nach vorn und hinten fortschreitenden Bildung der Primitivrinne grenzt sich die Anlage des Vorderkopfes gegen die des Kieferkopfes und die des Thorax gegen die des Abdomens ab. Erst mit dem Verschuß der Primitivrinne sondern sich nacheinander, vom DZ I. Ordnung ausgehend, die Segmentanlagen. Im ventralen Segmentzentrum (= DZ II. Ordnung, Kreise in Fig. 122) sind die Differenzierungstendenzen für die ektodermalen Primitivorgane und die Ausbreitungstendenz des Mesoderms bilateral konzentriert. Lateral fortschreitend (Pfeile in Fig. 122) sondern sich die Anlagen der ektodermalen Primitivorgane. Sobald das Mesoderm sich unter dem



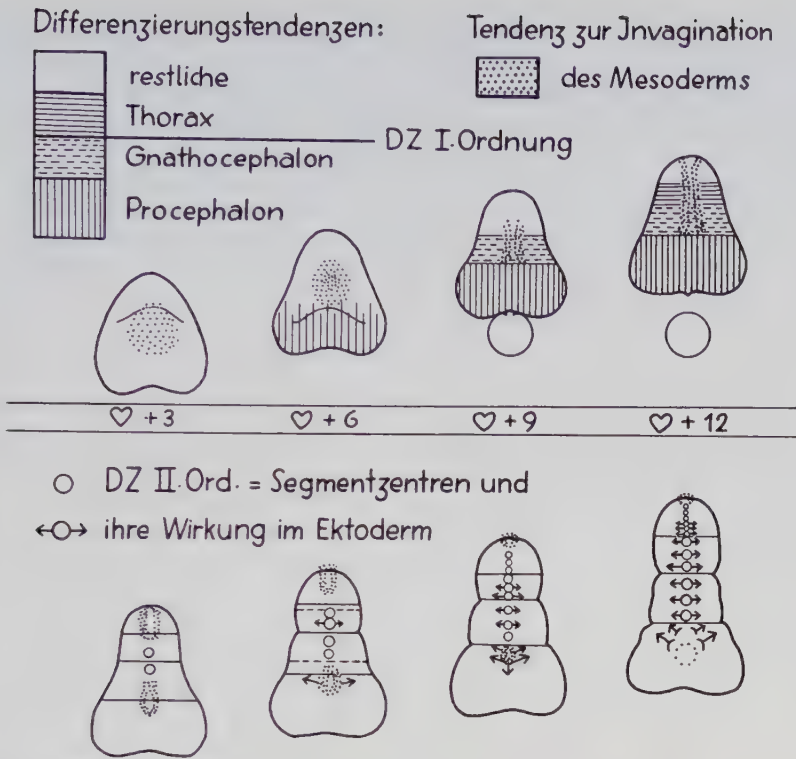


Fig. 122: Schematische Übersicht der Verteilung der Bildungstendenzen während der Ausbildung des Keimstreifs des *Tachycines*-Eies. (Nach KRAUSE). Acht Stadien während der Einrollung, 3 bis 24 Stunden nach der herzförmigen Keimanlage (vgl. Fig. 111 a, 1-4).

Ektoderm ausgebreitet hat, kann in jedem Segment die bilaterale Feldorganisation vom äußeren Keimblatt in das mittlere transponiert werden (vgl. bei *Chrysopa* S. 208). Das Acron ist sehr früh selbstdifferenzierungsfähig. Der Vorderkopf gewinnt aber erst mit der Mesodermversorgung seine autonome Differenzierungsfähigkeit. Voraussetzung für die Bildung eines Segmentzentrums ist bei *Tachycines* die Zusammensetzung der Segmentanlage aus ektodermalem und mesodermalem Blastem. Im Stadium  $\heartsuit + 18$  können sich noch ganze Segmente aus einer halben Anlage bilden, wenn statt des fehlenden ventralen Ektoderms das kompetente dorsale (Amnion-)Material angelagert worden ist. Durch diesen intrablastematischen Vorgang komplementärer Induktion entstehen noch aus einem median durchschnittenen jungen Keimstreif von *Tachycines* Umwachsungszwillinge, ähnlich dem bei *Platycnemis* durch Schrägspaltung des Eimaterials während der Furchung erzeugten Zwergzwilling (Fig. 120 e, f).

1.12.1.6.2.2. Der nichtregulative Eityp (Mosaiktyp) ist mit Übergängen zum Regulationstyp z.B. bei den Coleopteren und Hymenopteren, reiner bei den Lepidopteren und Dipteren vertreten, d.h. überwiegend bei Formen mit relativ langem Keim ohne oder mit wenig ausgeprägter Segmentbildungszone und ohne typische Blastokinese. Ausgangspunkt der Entwicklung ist ein mehr oder weniger festgefügtes Periplasma, an dem die künftige Keimanlage sich häufig schon vor der

Furchung abzeichnet. Auch das Netzplasma kann strukturell differenziert und determiniert sein (S. 180). Die Zellgruppen der Keimanlage bilden nicht, wie beim Regulationstyp, erst allgemeine Differenzierungen über den ganzen Keimstreif hin, sondern mehr oder weniger unmittelbar gesonderte Organanlagen (s. S. 194); Regulationen sind schon dadurch sehr erschwert. Mit gewissen Einschränkungen (s. unten) läßt sich sagen, daß geschädigte Keime und Keimteile sich nicht zu neuen Ganzen regulieren, sondern daß, nach dem Begriff der Mosaikentwicklung, Defektbildungen eintreten, wie sie Fig. 123 a, b an einem extremen Beispiel zeigen. Insbesondere ergibt Entfernung der beim Mosaiktyp besonders früh gesonderten Urgeschlechtszellen (Polkörperchen), z.B. durch Wegbrennen, Embryonen ohne Geschlechtszellen.

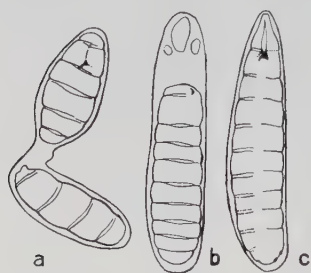


Fig. 123: Entwicklungsphysiologische Typen: Mosaikentwicklung.

a, b Teilkeime von *Calliphora vicina*, a Ergebnis einer mittleren Schnürung des Eies während des 16-Kernstadiums. b dasselbe nach vorderer Schnürung. c Zum Vergleich normaler, etwa gleichaltriger Keim von *Musca domestica*. (Nach PAULI und REITH aus SEIDEL).

Bezüglich der Abhängigkeit zwischen den Keimteilen und Entwicklungsvorgängen zeigt der Mosaiktyp eine Abstufung von den Coleopteren und Hymenopteren zu den Lepidopteren und Dipteren, der wir hier nicht in den Einzelheiten nachgehen können. Die besondere Plasmastruktur zeichnet schon den (auch hier isopotenten) Furchungskernen die Wege vor und bildet so die Grundlage für die Zeitordnung der Differenzierung. Bei *Apis* und *Tenebrio* z.B. teilen sich die Kerne, die im Verlauf der vorgeschriebenen Bewegungen das Keimhautblastem als erste erreichen, am schnellsten, und es entsteht hier das **Differenzierungszentrum** zunächst als **Höhepunkt im Gefälle der Eisubstanzen**. Damit stimmt überein, daß in extremen Fällen, z.B. bei der Schmeißfliege *Calliphora*, schon eine Zentrifugierung der Eier in frühen Furchungs-Stadien verkleinerte oder verzernte Keime als Folge der Störung des Keimhautblastems bewirkt. Der Keim von *Tenebrio* indessen ist ein Beispiel dafür, daß auch beim Mosaiktyp eine dem **Bildungszentrum** des Regulationstyps vergleichbare Einrichtung vorhanden sein kann:

Die Keimanlage ist hier als ovaler Schild im Periplasma deutlich vorgezeichnet. Die hintere Hälfte der ersten 64 Furchungskerne wandert in diesen Schild ein und bildet mit ihm die Keimanlage, die vorderen 32 verteilen sich im vorderen Eiteil zur Bildung der Hüllenanlage. Wird vor der Bildung dieser 64 Kerne eine bestimmter hinterer Eiteil ausgeschaltet, so können die Kerne infolge Ausschaltung des Bildungszentrums nicht zur Oberfläche wandern und sich daher auch nicht ordnungsmäßig verteilen. Ein späterer, ähnlicher Eingriff verhindert die Bildung des Keimstreifs, weil er das Differenzierungszentrum trifft.

Das Differenzierungszentrum ist auch beim Mosaiktyp Schauplatz einer Dotterkontraktion. Regulationsvorgänge brauchen nicht ganz zu fehlen, doch sind sie vielfach von besonderer Art:

Bei *Apis* z.B. entsteht nach Abschnürung der Kopflappengegend im frühen Blastodermstadium noch ein ganzer Zwerg. Legt man die Schnürung weiter nach hinten, so fallen nicht wie das bei Schnürungen im späteren Blastodermstadium der Fall ist, allmählich vordere

Teile aus, sondern es entstehen stufenweise Teilkeime mit vollständiger Kiefergegend, solche mit unverletztem Thorax und schließlich vollständige Hinterleiber. Offenbar sind die Körperabschnitte Vorderkopf (Procephalon), Kieferregion (Gnathocephalon), Thorax und Hinterleib im frühen Blastodermstadium in sich geschlossene Anlagensysteme, die, einmal verletzt, nur noch Material zum nächsten unverletzten Bezirk liefern, nicht aber sich selbst differenzieren können. Während hier zu verschiedenen Zeiten der Blastodermbildung eine ungleiche Determination der künftigen Körperbezirke statthat, findet sich bei *Tenebrio* ein Anwachsen der Regulationsfähigkeit nach der oben geschilderten Bildung der Keimanlage. Wo es vorher Fehlbildungen gab, kann nun der Keim, sogar nach Entfernung des größeren hinteren Teils der Keimanlage, noch zum Ganzen regulieren.

Diese Feststellung gewinnt noch an Bedeutung angesichts der Tatsachen, daß bei dem extremen Mosaikkeim von *Drosophila* zwar die feste Determination der larvalen Entwicklung schon vor Fertigstellung des Blastoderms geschieht, daß ihr aber eine ebenfalls noch frühembryonale erste Determination der postlarvalen imaginipetalen Entwicklung folgt. Und diese Determination ist nicht eindeutig, sie erlaubt noch Regulationen im Rahmen von zwei späteren, postembryonalen Determinationswellen (vgl. S. 246). Eine ähnliche, wenn auch länger sich hinziehende doppelte Determination findet sich auch beim Keim von *Tineola*. Es zeigt sich also, daß die anfangs mangelnde Regulationsfähigkeit des Mosaiktyps nicht einfach auf eine zeitliche Vorverlegung einer auch beim Regulationstyp später erfolgenden «Determination» zurückzuführen, sondern durch eine andere Art der Ordnung der Teile und ihrer Beziehungen zueinander bedingt ist. Die Zuteilung zu einem entwicklungsphysiologischen Typus sagt also nur aus, daß eine verschieden feste Bindung der organbildenden Keimbezirke an bestimmte Eiregionen vorliegt, nichts aber darüber, ob und wie lange diese Bindungen aufrechterhalten bleiben. Auch über die Fähigkeit einzelner Keimteile, mit anderen Keimteilen Reaktionen einzugehen, sagt, wie wiederum das *Tenebrio*-Ei zeigt (s. oben), die Zuteilung zu einem der beiden Typen nichts.

Allgemein läßt sich vielmehr der Insektenkeim als dynamisches System mit wechselseitig verzahnten Reaktionsfolgen mehr oder weniger abgrenzbarer, strukturell und stofflich ausgezeichneter Zentren beschreiben. Immer wechseln in der Entwicklung Bewegungsvorgänge und stoffliche Reaktionen miteinander ab. Die Bewegungsvorgänge führen die Entwicklung weiter, indem sie jeweils die einzelnen Zentren zur Reaktion gelangen lassen und damit wieder zur Entstehung neuer Zentren, neuer Strukturen und Stoffe und zu weiterführenden Reaktionen Anlaß geben (s. auch den folgenden Absatz). Regulationen werden dadurch möglich, daß diese Vorgänge nicht autonom ablaufen, sondern durch das übergeordnete Ganze gesteuert werden und sich bei Störungen des Systems dem neuen Ganzen in gradweise und zu verschiedenen Zeiten ungleichem Ausmaß anpassen können. Die beiden extremen entwicklungsphysiologischen Typen, der Regulationstyp und der Mosaiktyp, werden dementsprechend durch Übergänge verbunden, sie sind die Endglieder einer Reihe.

Die gegenseitige Abhängigkeit der Keimteile läßt sich, sogar besonders klar, auch für den **späteren Verlauf der Entwicklung**, bei der **Organbildung**, in Gestalt der Wechselbeziehungen zwischen den Keimblättern aufzeigen, die bei *Chrysopa* im Versuch genau geprüft sind (Fig. 124, vgl. Fig. 115). Teile des einen Keimblatts (in Fig. 124 schwarz) wurden dabei im Stadium ihrer Entstehung (Fig. 115a), also nach der Sonderung der Mittelplatte, vor der Versenkung des unteren Blatts (Mesentoderm) durch Brennung zerstört:



α) Mesodermausschaltungen Fig. 124, Versuch a-d:

a) Wird die Mittelplatte ganz ausgeschaltet, so zeigt sich das Ektoderm als **selbstdifferenzierendes System**; die mesodermlos bleibenden Keime vermögen sämtliche ektodermalen Organe bis zum Endstadium auszudifferenzieren, doch sind diese wie das ganze Ektoderm abnorm geformt. Nur zur normalen Formung und Streckung bedarf also das Ektoderm der Unterlagerung durch das Mesoderm.

b-d) Nimmt man innerhalb eines Segments die eine Hälfte der Mittelplatte weg, so ersetzt die andere die fehlende nicht; bei der Unterlagerung ist die **Mediane** als unüberschreitbare Grenze festgelegt (b).

Wird innerhalb eines Segments jeweils ein rundes Brennfeld, dessen Durchmesser kleiner als die Breite der Mittelplatte ist, entweder genau im mittleren Bezirk der Mittelplatte (c) oder etwas weiter seitlich (d) gesetzt, so unterlagert das Restmesoderm in jedem Fall den Ektodermrand ( $c_1$ ,  $d_1$ ) und bildet dort ortsgemäß Cardioblasten, Darmmuskulatur, den dorsalen Längsmuskel und etwas Fettkörper. Die weiter medial gelegenen mesodermalen Organe bilden sich nicht aus, das Restmesoderm reicht dafür offenbar nicht aus. Führt man die Versuche mit längeren Brennfeldern von gleicher Lage und Breitenausdehnung aus, so wird der Unterlagerungsprozeß gehemmt, auch laterale Mesodermzellen vermögen den Ektodermrand nicht zu erreichen, sondern bleiben, entgegen ihrer prospektiven Bestimmung, unter medialem Ektoderm liegen und entwickeln sich, wieder ortsgemäß, nur zu Muskelzügen und Fettgewebe ( $c_2$ ,  $d_2$ ). Innerhalb einer Segmenthälfte können also mediale Zellen

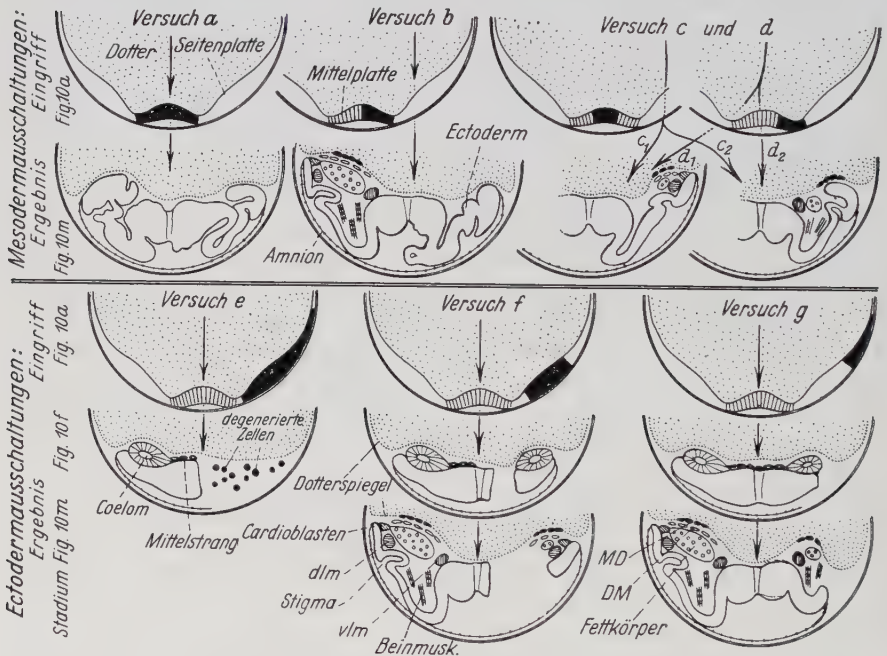


Fig. 124: Ausschaltungsversuche zur Feststellung der Wechselbeziehungen zwischen den Keimblättern bei *Chrysopa perla*. (Nach BOCK aus SEIDEL, BOCK und KRAUSE). Schematische Querschnitte durch den Keim, Pfeile zeigen die Entwicklung an, ausgeschaltete Bezirke schwarz. Für die Einzelheiten vgl. Fig. 115, dlm = dorsaler Längsmuskel, DM = Darmmuskulatur, MD = Mitteldarmaulage (schwarz), vlm = ventraler Längsmuskel. Serosa weggelassen. Näheres s. Text.



der Mittelplatte im Sinne einer Selbsttransplantation seitliche Keimteile besiedeln und umgekehrt. Ferner erweisen sich die **Zellen der Mittelplatte** als **isopotent**, unabhängig von ihrer Herkunft entwickeln sich die Mesodermzellen stets ortsgemäß.

β) Wird hierdurch schon die Annahme einer Abhängigkeit der Differenzierung des Mesoderms vom Ektoderm nahegelegt, so geben Ektodermausschaltungen einen Begriff von dem Grad dieser Abhängigkeit (Fig. 124, Versuch e–g):

e) Wird das Ektoderm einer Segmenthälfte ganz ausgeschaltet, so breitet sich das **Mesoderm** zwar seitlich aus, degeneriert aber zu dem Zeitpunkt, an dem normalerweise die Coelomsäckchen sich bilden. Der **Unterlagerungsvorgang** verläuft demnach **unabhängig vom Ektoderm bis zur Coelom-(Mesepithel-)bildung**, die vom Ektoderm abhängig ist.

f, g) Schaltet man innerhalb einer Segmenthälfte mediale bzw. laterale Ektodermbezirke aus, so entstehen sowohl unter dem lateralen (f) wie unter dem medialen (g) Restektoderm Coelomsäckchen, die dessen verringerter Breite harmonisch angepaßt sind und sich immer ortsgemäß weiter differenzieren: unter lateralem Restektoderm werden u.a. Cardioblasten und Darmmuskulzellen gebildet (f), unter dem medialen nicht, dafür aber Extremitätenmuskeln usw. Da die Isopotenz der Mesodermzellen nach den Versuchen c und d feststeht, müssen in den Ektodermteilen Faktoren liegen, die die ortsgemäße Ausbildung der jeweils darunter liegenden Mesodermteile bewirken. Mit anderen Worten: **Von der Coelombildung ab wirkt das Ektoderm im Sinne einer echten interblastematischen Induktion auf die Mesodermbildung.**

Neuere Untersuchungen zeigen bei einem Vertreter einer ganz anderen Ordnung, bei dem Kartoffelkäfer *Leptinotarsa*, eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit *Chrysopa* und darüber hinaus eine bei *Chrysopa* noch nicht geprüfte Abhängigkeit der Differenzierung des Mitteldarmepithels (Entoderms) von dessen Kontakt mit dem viszeralen Blatt des Mesoderms.

#### 1.12.1.7. Die Typen der Keimesentwicklung

Die im vorstehenden besprochenen entwicklungsgeschichtlichen und -physiologischen Erscheinungen können für jede Insektenart in einem **Entwicklungsdiagramm** übersichtlich so zusammengestellt werden, wie Fig. 125 an *Platycnemis* und *Drosophila* als Beispielen zeigt. Ein Vergleich der Diagramme möglichst zahlreicher Vertreter der verschiedenen Insektenordnungen läßt die Typen der Keimesentwicklung oder, kürzer gesagt, die **Eitypen**, deutlicher als bisher heraustreten (Fig. 126) und gestattet ihre phylogenetische und systematische Auswertung.

1.12.1.7.1. Die **Hemimetabolen** zeichnen sich im allgemeinen aus durch Plasmaarmut, Mangel an wahrnehmbaren besonderen Plasmastrukturen, Dotterreichtum, Formung der Keimanlage durch Massenbewegungen, vor allem durch Konzentration einer Vorkeimanlage zur Keimanlage, ferner durch Neigung zur Kurzkeimform mit Betonung des Kopfanteils, durch Ergänzung des Kopfkeims durch Wachstumsprozesse in einer stark entwickelten Segmentbildungszone und endlich, im Zusammenhang damit, durch eine ausgeprägte Blastokinese mit typischer Ein- und Ausrollung. Das Regulationsvermögen hält relativ lang an, die Eier gehören zum Regulationstyp. Eine Embryonalkutikula wird ausgebildet, der Keim erreicht innerhalb der Eischale sozusagen schon ein erstes Häutungsstadium, die Junglarve erscheint beim Auskriechen schon weitgehend imagoähnlich; die Dauer der Embryonalentwicklung ist auch unter optimalen Außenbedingungen bedeutend (z.B. 165 Tage bei *Pteronarcys*).

1.12.1.7.2. Bei den **Holometabolen** zeigen sich dagegen Reichtum an Plasma mit auffallenden Differenzierungen, unmittelbare Formung der Körpergestalt von be-

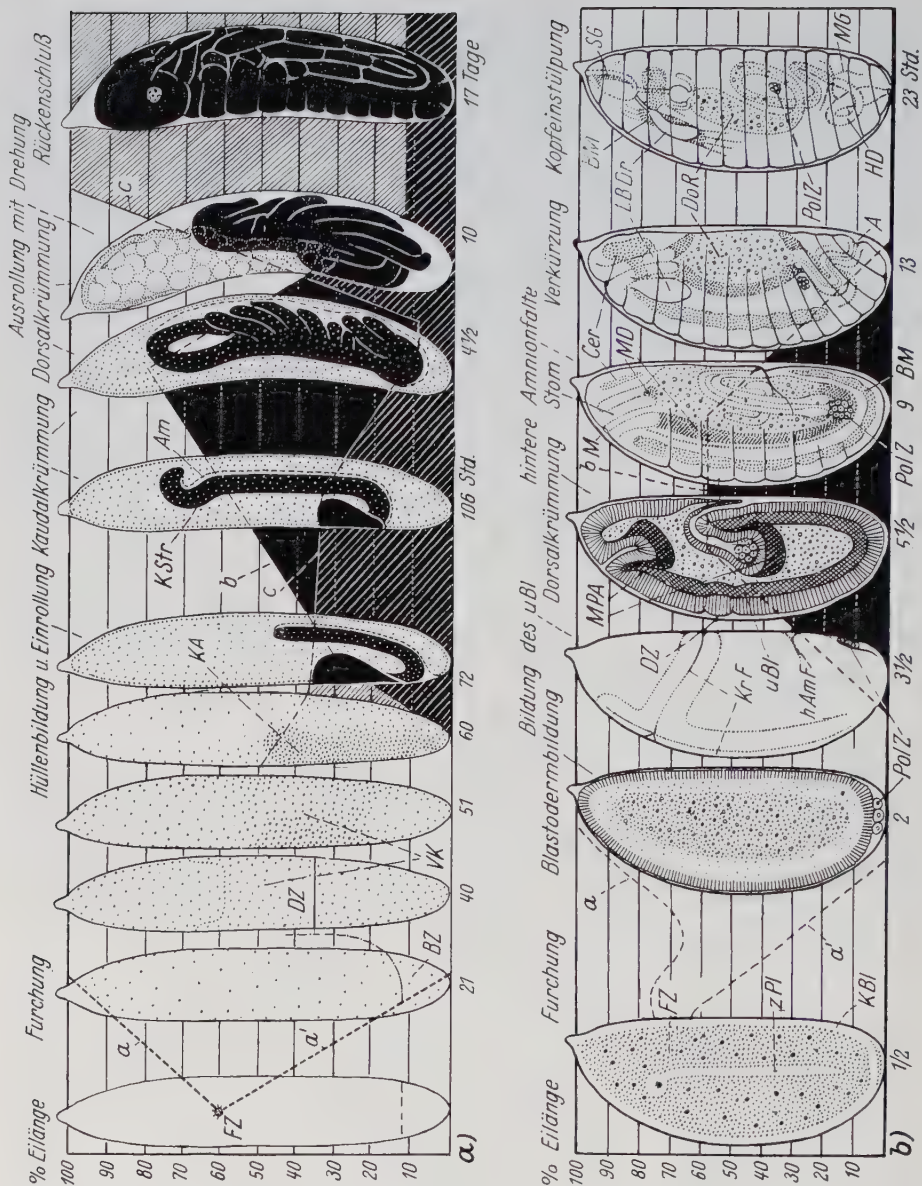


Fig. 125: Entwicklungsdiagramme a von *Platynemis* (bei 21,5°) und b *Drosophila* (bei 22-23°). (Nach KRAUSE verändert).

In a sind die Blastodermkerne und, vom 6. Stadium ab, die Kerne der Serosa als Punkte angegeben, Keimstreif bzw. Embryo schwarz, soweit nur vom Chorion bedeckt, weiß punktiert, soweit von der Serosa und dem Dotter eingeschlossen. Dotter nur im 9. Stadium eingezeichnet. In b sind das 1., 2. und 4. Stadium im optischen Längsschnitt, die anderen durchscheinend dargestellt. Ventralseite des Eies durchweg links.

stimmen, fest verankerten Eibezirken aus, frühzeitige, oft spezialisierte Segmentierung und Organbildung, Anlage von Langkeimen mit großem Rumpfanteil, bei welchen Wachstumsprozesse aus einer Segmentbildungszone entweder wegfallen oder nur für die Bildung einer abgegrenzten Region nötig sind. Damit hängt die gering entwickelte, atypische oder fehlende Blastokinese zusammen sowie das oft schon sehr früh hervortretende Ausbleiben umfangreicher Regulationen: Mosaiktyp. Eine Embryonalkutikula wird in der Regel nicht mehr ausgebildet, die Ausbildung imaginaler Organe (selbst der Beine, s. S. 189 u. S. 226) kann bis zur Puppenzeit retardiert, trotzdem aber schon sehr frühzeitig determiniert werden (s. S. 218), die Dauer der Embryonalentwicklung ist gering (1 Tag bei *Drosophila*, bei 22°, andere Werte in Fig. 126).

Diese beiden Haupttypen stellen im Extrem Endglieder einer Reihe dar; die Hemimetabolen als die phylogenetisch älteren Formen gestatten mit dem Kopfkeimtypus den **Anschluß an die Annelidenentwicklung**, denn dem System Furchungszentrum (Procephalon)-Segmentbildungszone der Kurzkeime entspricht das System Trochophora (Prostomium)-Segmentsprossungszentrum der Anneliden weitgehend. Andererseits ergeben sich unter den verschiedenen Überordnungen der Hemimetabolen von Überordnung zu Überordnung und innerhalb der einzelnen Überordnungen Unterschiede in den Eitypen, die ausreichen, den **Übergang zu den Holometabolen** zu sichern.

### 1.12.2. Die Jugendentwicklung (postembryonale Entwicklung)

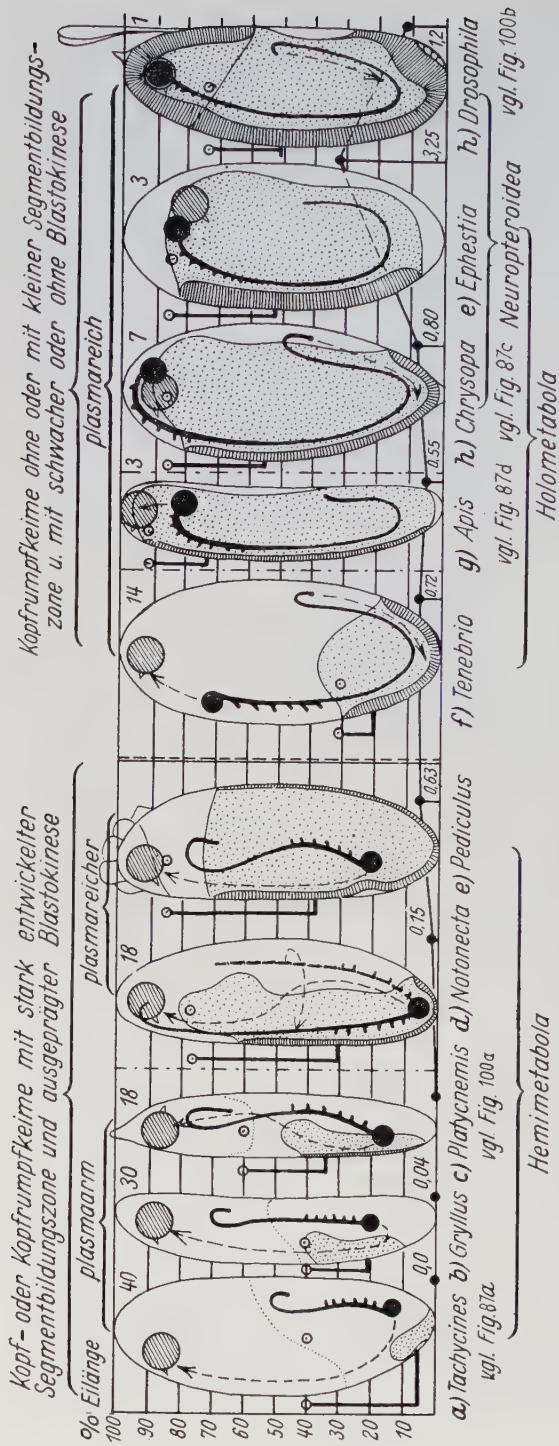
Die postembryonale oder Jugendentwicklung beginnt mit der Sprengung der Eischale durch das Jungtier, das damit im typischen Fall selbständig wird (Ausnahmen S. 278), und verläuft unter mehr oder weniger ausgesprochenen, durch Häutungen ermöglichten Abänderungen des äußeren Baues, denen innere Umbildungen entsprechen. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, bei denen die Abänderungen besonders geringfügig sind, stellt sich die Jugendentwicklung also als eine (sekundäre) Metamorphose dar, die z.T. sogar sehr extreme Formen annimmt. Sie endet mit der Imaginalhäutung, mit der fast immer die Geschlechtsreife erreicht wird (Ausnahmen s. S. 261). Die Häutungen grenzen die einzelnen **Entwicklungsstadien** voneinander ab.

---

Die Kurven **a** und **a'** deuten die vordere und hintere Grenze der Ausbreitung der Blastodermzellen während der Furchung an. Die Kurve **b**, die die schwarze Fläche umrahmt, gibt die wechselnde Länge des dorsal- und ventralwärts gekrümmten Teils des Keimstreifs an, die Kurve **c** (schraffierte Fläche) die Lage des Vorderrandes des Kopfes. Die Kurven **b** und **c** geben einen Begriff vom Ausmaß der Blastokinese.

A = After, Am = Amnion, BM = Bauchmark, BZ = Bildungszentrum, Cer = Cerebralganglion, DoR = Dotterrest im Mitteldarm, DZ = Differenzierungszentrum, FZ = Furchungszentrum, HD = Hinterdarm, KA = Keimanlage, KBl = Periplasma, KrF = Kreuzfalte, bei der Bildung des unteren Blattes entstehend und später wieder verschwindend, KStr = Keimstreif, LbDr = Labialdrüsen, M = Mund, MD = Mitteldarm, MPA = Mitteldarmanlagen (polare Zellhaufen), MG = Malpighigefäß, PolZ = Polzellen = Urgeschlechtszellen, SG = Schlundgerüst, Stom = Stomodaeum, uBl = unteres Blatt, VK = Vorkeimanlage, zPl = zentraler Plasmastrang.





### Erklärung der Symbole:

Dicke, Ausdehnung der Keim-anlage

vordere Grenze der Vor-keimanlage

Abstand zwischen Differenzierungs-zentrum und Furchungszentrum

Lage des letzten Keims

Lage des Keimsstreifs seines Kopfes und seiner Ventralseite auf dem Höhepunkt der Einrollung bzw. bei größter Dorsalkrümmung oder Längenausdehnung

Höhe der Keimanlage in % des Eidurchmessers

Lage des Kopfes und seiner Ventralseite nach vollzogener Ausrollung oder Kontraktion des Keimsstreifs

Fig. 126: Diagramm der Eitypen einiger Hemimetabolen (a-e) und Holometabolen (f-h). (Nach KRAUSE verändert und ergänzt). Darstellungsweise wie Fig. 125. Ventralseite durchweg links, alle Eier sind auf die gleiche Länge vergrößert dargestellt. Zahlen rechts oben bei jedem Ei: Entwicklungsdauer in Tagen bei ca. 20-23°.



Unter diesen kann man außer dem (geschlechtsreifen) Vollkerf, der **Imago**, die **Jugendstadien** unterscheiden, deren wichtigste die Larven, Nymphen und Puppen sind:

**Larven** gibt es bei allen Metamorphosetypen. Als Übergangsstadien zur Imago folgen ihnen bei abgeleiteten Metamorphoseformen (Pronymphe und) **Nymphe** bzw. (Präpupa und) **Puppe**. Die Bezeichnung «Nymphe» wird bei den Hemimetabolen nicht immer nur für das letzte Stadium vor der Imagohäutung verwendet, sondern auch für alle Stadien mit sichtbaren Flügelanlagen (z.B. bei den Termiten). Heute wird sie außer in besonderen Fällen immer mehr für überflüssig gehalten, und alle präimaginalen Stadien werden Larven genannt. In Einzelfällen sind auch dafür oft besondere Namen üblich, so z.B. «hoppers» für die Larven der Wanderheuschrecken. Als **Altlarve** bezeichnet man das letzte Larvenstadium vor der Imago bzw. der ersten Übergangsform, als **Junglarve** (Primär-, Eilarve) das erste Larvenstadium. Entwicklungsphasen, die nicht durch Häutungen abgegrenzt sind, kann man als solche nach Bedarf benennen; die in der Umbildung zur Puppe begriffene, bereits starr werdende Altlarve z.B. nennen wir **Vorpuppenphase**.

Die **Häutungen** bezeichnet man nach dem Stadium, das mit der betreffenden Häutung erreicht wird, z.B. als Larven-, Nymphen-, Puppen- oder Imaginalhäutung (letztere auch als Schlüpfen). Finden Häutungen noch im Imaginalstadium statt, so nennt man sie überzählige Imaginalhäutungen.

Bleibt ein Stadium von der abgelösten Kutikula des vorhergehenden Stadiums umhüllt, so spricht man von einem **pharaten Stadium**, dipharat heißen dann Stadien, die die Kutikula zweier jüngerer Stadien als Hüllen um sich tragen, *coarctat* sind pharate Stadien, wenn sie dadurch unbeweglich werden, daß die abgelösten Kutikulae verhärten.

Die **Merkmale der Jugendstadien** kann man, je nachdem, ob sie auch bei der Imago auftreten oder nicht, als **imaginipetal** bzw. **imaginifugal** kennzeichnen. Im gleichen Sinn kann man eine imaginipetale bzw. imaginifugale Entwicklung unterscheiden, indem man das Entwicklungsziel, die Imago, ins Auge faßt. Geht man vom Entwicklungsgang aus, faßt man die Stadien ins Auge, so kann man zunächst Merkmale, die als Anlagen schon im Embryonal-, Larven- oder Puppenstadium auftreten, als embryonal, larval oder pupal **angelegte Merkmale** bezeichnen. Treten die Anlagen als solche oder als morphologisch mehr oder weniger fertige Gebilde bei einem Jugendstadium auch äußerlich in Erscheinung, so nennen wir sie nach dem betr. Stadium z.B. **larvale** oder **pupale Merkmale**; bilden sie in irgendeinem Stadium fertige, funktionsfähige Konstruktionen, so nennen wir sie **Eigenmerkmale** der betreffenden Stadien, z.B. embryoeigene, larveneigene oder puppeneigene Merkmale.

Natürlich kommen auch ausschließlich imagoeigene Merkmale vor, z.B. die larval angelegten, imagoeigenen Flügel der Aleurodinen (S. 217), oder die gleich benannten thorakalen Stinkdrüsen der Wanzen (S. 356). Bildungen wie die stechend-saugenden Mundteile der Wanzen (S. 345) sind embryonal angelegte, larven- und imagoeigene Merkmale, die Flügel der Holometabolen (s. unten) larval angelegte, pupale, imagoeigene Merkmale; die Beine von *Sitophilus* (S. 189) embryonal angelegte (larval angelegt bleibende) pupale, imagoeigene Merkmale.

Bei der (imaginifugalen) **Entwicklung der Eigenmerkmale von Jugendstadien** handelt es sich stets um eine sekundäre **Umlenkung** der typischen imaginipetalen Entwicklung, die früher oder später in der Keimes- oder Jugendentwicklung einsetzt.

Besteht die Umlenkung nur in einer Verschiebung (Dilation) der im typischen Verlauf der Keimes- (oder Jugend-) Entwicklung früher eintretenden Aus-

bildung oder Rückbildung einer Anlage auf einen späteren Zeitpunkt, so nennen wir die betreffenden, regelmäßig funktionsgeprägten Bildungen Aufschiebungs- oder Dilationsmerkmale.

Die Pleuropodien (S. 189) sind z.B. embryoeigene, als Drüsen fungierende, die abdominalen Tracheenkiemen der Ephemeropteren- und Megalopterenlarven (S. 310, 361) als dünnhäutige, reich mit Tracheen versorgte, also funktionsgeprägte Rudimente abdominaler Extremitäten embryonal angelegte, larveneigene Dilationsmerkmale.

Bedeutet die Umlenkung eine wirkliche Abweichung vom typischen Gang der Entwicklung, so sprechen wir, je nachdem, ob die Abweichung schon in der Keimesentwicklung oder erst später einsetzt, von embryonal bzw. larval angelegten Abweichungs- oder **Deviationsmerkmalen** der Larve oder Puppe. Auch diese Merkmale sind stets Teile von Konstruktionen und erscheinen in der Regel deutlich funktionsgeprägt; bei reinen Trachtmerkmalen kann der Funktionsbezug fehlen, strittig oder unkenntlich bleiben.

Beispiele: Die Fangmaske der Libellenlarve (S. 314) ist ein embryonal angelegtes larveneigenes (imaginifugales) Deviationsmerkmal mit deutlicher Funktionsprägung. Dasselbe gilt für die abdominalen Tracheenkiemen und Stemmzapfen der Trichopterenlarve (S. 384/385), während deren terminale Haken vermutlich als Pygopodien (S. 77) ebenfalls funktionsgeprägte und embryonal angelegte, aber Dilationsmerkmale darstellen. Die Tracheenkiemen sind larven- und puppeneigene, der Cremaster der Schmetterlingspuppen (Fig. 134c, S. 221) ist ein larval angelegtes puppeneigenes Deviationsmerkmal.

**Phylogenetisch gedeutet**, erscheinen unter den imaginifugalen die Deviationsmerkmale als **caenogenetische Merkmale**, d.h. als phylogenetisch junge, sekundär irgendwie in Zusammenhang mit besonderer Lebensweise der Jugendstadien erworbene Neubildungen. Sie werden als solche auf Grund vergleichend morphologischer Untersuchungen in der Regel leicht erkannt, wie neben den oben angeführten Beispielen die Stemmpolster bohrender Larven (S. 218), das Schlundgerüst der Fliegenmaden (S. 401), die zu Saugzangen umgebildeten Mundwerkzeuge der Dytisciden- und Planipennierlarven und die Darmkiemen der Odonatenlarven (S. 314) zeigen. Eine Ausnahme bilden die embryonal angelegten, meist larveneigenen abdominalen Rückendrüsen der Wanzen, die indessen nicht selten auch bei der Imago funktionsfähig erhalten bleiben und daher wohl nicht als Deviationsmerkmale, sondern als ursprünglich larven- und imagoeigene, sekundär bei der Imago meist durch thorakale Stinkdrüsen ersetzte Merkmale betrachtet werden müssen. Sie können daher möglicherweise **palingenetische**, stammesgeschichtlich relativ alte, archaische Merkmale sein, die sich übrigens unter den imaginipetalen wie unter den Dilationsmerkmalen finden können und deren Beurteilung und Benutzung zu Rückschlüssen auf die Stammesgeschichte immer schwierig bleibt, zumal bei den Dilationsmerkmalen.

Wenn man z.B. vielfach feststellt, daß bei Holometabolenlarven der Rumpf homonom segmentiert und unsklerotisiert ist, daß die kauenden Mundwerkzeuge nur stummelförmige Taster haben und daß tertiäre und sekundäre Beingelenke fehlen, so handelt es sich dabei um embryonale Züge, die im natürlichen Verlauf der Keimesentwicklung zustande kommen müssen und keine weitergehenden Rückschlüsse auf die Stammesentwicklung gestatten, als die Keimesentwicklung selbst, auch wenn Differenzierungsvorgänge, die eigentlich schon in deren Verlauf eintreten müßten, auf später verschoben und dadurch die imaginipetalen Merkmale in ihrem Auftreten verzögert werden oder zunächst rudimentär bleiben. Bezeichnen wir solche Merkmale demnach als embryonal-palingenetisch,

so können urtümliche, ebenfalls embryonal angelegte, aber ausgesprochen larveneigene, oft mit spezifischer, umweltbedingt caenogenetischer Funktionsprägung versehene Dilationsmerkmale, wie z.B. die Kiemengliedmaßen der Ephemeropteren- und Megalopterenlarven oder die primitiven, deutlich subcoxalen Thorakalpleuren der Neuropteren- und vieler Coleopterenlarven als (caenogenetisch geprägt) larvalpalpingenetisch bezeichnet und mit der nötigen Vorsicht für die stammesgeschichtlich ausgerichtete, vergleichende Morphologie ausgewertet werden. Dasselbe gilt von den larvalen imaginipetalen Merkmalen, die Licht auf die Stammesgeschichte der betreffenden imagoeigenen Merkmale werfen, wie z.B. die paranotalen Flügelanlagen der Hemimetabolenlarve auf die Entstehung des Insektenflügels aus Paranota gleich denen der Zygentoma (S. 306).

Eine scharfe Grenze gibt es hier nirgends; die Zweifel, die stets möglich bleiben, sind der Grund dafür, daß wir uns bei der Aufstellung des folgenden Systems der Metamorphosetypen auf die rein ontogenetisch begründete Terminologie beschränken und im Gegensatz zu früheren Versuchen die phylogenetischen Bezeichnungen ganz beiseite lassen. Das bedeutet aber nur eine methodische, im Interesse der Haltbarkeit des Systems gelegene Vorsichtsmaßregel.

### 1.12.2.1. Die Typen der Metamorphose und der Jugendstadien

Die ursprünglichen Insekten zeigen schon als Junglarven im ganzen, von den Körperproportionen abgesehen (S. 224), große Imagoähnlichkeit, imagoeigene Teile, die äußeren Geschlechtsorgane, gewisse Trachtmerkmale und, soweit überhaupt vorkommend, die Flügel, treten als larvale imaginipetale Anlagen (z.B. Flügel-scheiden, Fig. 127, FlA) schon in frühen Larvenstadien äußerlich in Erscheinung und vergrößern sich schrittweise von Häutung zu Häutung.

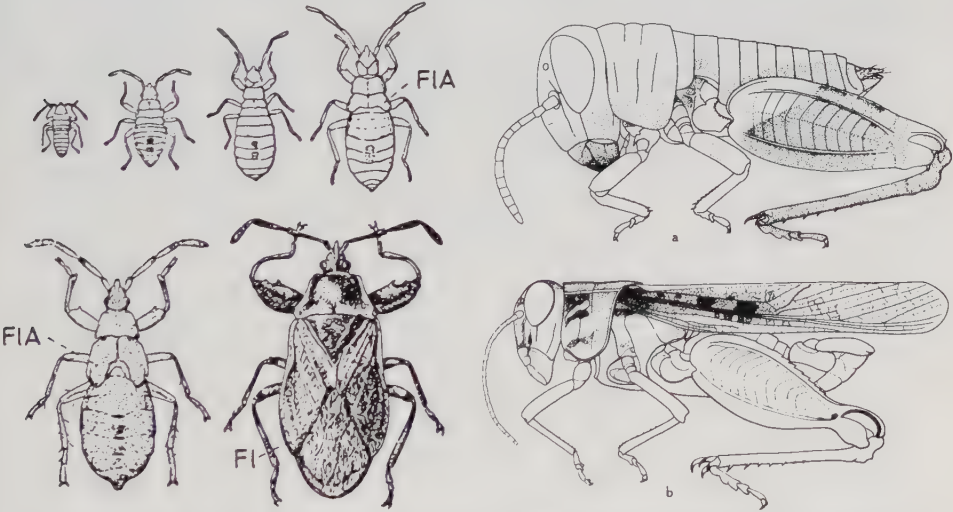


Fig. 127: a Die fünf Larvenstadien und die Imago der Wanze *Gastrophysa viridis* als Beispiel für Paurometabolie. (Nach HOLSTE aus WEBER). b Beispiel für allometrisches Wachstum von *Calliptamus italicus*, oben erstes Larvenstadium auf den gleichen Maßstab gebracht wie die Imago darunter. Man beachte vor allem den i. V. zum Körper viel größeren Kopf der Larve. (Nach DIRSCH).



Dieses Verhalten zeigen, mit gewissen Ausnahmen, die

1. **Hemimetabola**, die Insekten mit unvollkommener Verwandlung, denen ein echtes Puppenstadium stets fehlt und bei denen der innere Bau, von den Flugmuskeln, den Geschlechtsorganen und etwaigen Reduktionserscheinungen abgesehen, sich im Verlauf der Metamorphose nicht wesentlich ändert. Embryonal-kutikula fast immer vorhanden:

a) **Palaeometabola**, bei denen imaginifugale Merkmale in der Regel höchstens in Gestalt von larveneigenen Dilationsmerkmalen vorkommen.

α) **Epimetabola**: *Apterygota*. Primär flügellos, Metamorphose bei den zeitlebens oligomeren Collembolen (S. 305) gar nicht ausgeprägt oder, bei den Thysanuren, auf imagini-petale Merkmale (Genitalanhänge) beschränkt, oder, bei den Proturen, Anamerie, d.h. postembryonale Vermehrung der Segmentzahl des Abdomens bis zur Erlangung der vollen Gliederung bei der Imago. Im letzteren, bei anderen Arthropoden nicht seltenen Fall handelt es sich um die Verzögerung eines bei anderen Insekten schon im embryonalen Geschehen abgeschlossenen Vorgangs, um eine Dilatationserscheinung. Die Collembolen und die Thysanuren zeigen zahlreiche überzählige Imaginalhäutungen, die Proturen nur eine, ebenso wie die

β) **Prometabola**: *Ephemeroptera*. Die Larven leben im Wasser, haben als Dilationsmerkmal abdominale Kiemengliedmaßen (S. 310) und zeigen zuweilen Deviationsmerkmale im Zusammenhang mit besonderer Lebensweise (Abplattung bei Bewohnern von Gebirgs-bächen). Die Flügelanlagen werden schrittweise vergrößert, das erste vollflügelige Stadium, die Subimago, häutet sich nochmals zur Imago. Beide Imaginalstadien sehr kurzlebig mit reduzierten Mundwerkzeugen.

b) Bei den **Heterometabola** entwickeln sich die Flügel stets, die Genitalanhänge meist allmählich, schrittweise; larveneigene Merkmale sind, in Gestalt von Deviationsmerkmalen, nicht selten:

α) **Archimetabola**: *Odonata*, *Plecoptera*. Als Imagines urtümlich anmutende Formen mit Larven, die im Wasser leben und Tracheenkiemen haben. Diese entstehen fast immer als Neubildungen durch embryonale Deviation und gehen nicht oder nur in rudimentärer Form (*Plecoptera*) auf die Imago über. Auch andere larveneigene Deviationsmerkmale (*Odonata*, Fangmaske) kommen vor.

β) **Paurometabola**: *Orthopteroidea*, *Blattopteriformia*, *Embioptera*, *Corrodentia*, *Heteroptera*, *Homoptera* zum Teil. Sehr umfangreiche Gruppe terrestrischer oder sekundär wasserlebender Insekten mit mehr oder weniger imagoähnlichen Larven. Larveneigene Deviationsmerkmale kommen vor (Trachtmerkmale, Psyllinen-Mundwerkzeuge), die äußeren Geschlechtsorgane treten bei den Psyllinen erst mit der letzten Häutung in Erscheinung, ebenso wie manche anderen imagoeigenen Merkmale, die Sprungbeine der Psyllinen, die thorakalen Stinkdrüsen der Wanzen und manche Trachtmerkmale, während andere sich wie die Flügel schrittweise ausbilden (Vorderbein, Fig. 127).

c) Die **Neometabola** zeigen als Besonderheit eine Verzögerung der Ausbildung äußerer Anlagen der Flügel (und Genitalanhänge), die in der Regel die Unterscheidung von völlig flügellosen Larven und mit Flügelanlagen (-scheiden) versehenen (Pronymphen- und) Nymphenstadien gestattet. Die innere Metamorphose schneidet, soweit sie progressiv ist, nicht erheblich tiefer ein als sonst bei den Paurometabolen, von denen sich die Neometabola ableiten.

α) **Homometabola**: geflügelte ♀♀ der *Adelgiden* und *Phylloxeriden*. Flügelanlagen nymphal, d.h. erstmals beim präimaginalen Stadium, der Nymphe, äußerlich sichtbar. Sonst nichts Besonderes.



β) **Remetabola:** *Thysanoptera* (Fig. 128 a). Zwei flügellose Larvenstadien, ein Pronymphen- und ein oder zwei halb ruhende Nymphenstadien. Sonst wenig Besonderes.

γ) **Parametabola:** ♂♂ der *Coccina* (Fig. 128 b), als Imagines unfähig zur Nahrungsaufnahme und ohne funktionsfähigen Darm; zeigen eine Aufeinanderfolge von zwei (selten drei) abgeplatteten, fressenden Larvenstadien ohne Flügelanlagen (Junglarven stets beweglich, Altlarven oft beinlos, Fig. 128 b), einem Pronymphen- und Nymphenstadium, beide beweglich oder ruhend (Diaspididae, Fig. 128 b), aber niemals zur Nahrungsaufnahme fähig (Mundteile bereits rückgebildet, Darm in Rückbildung). ♀ neotenisch, hat eine Häutung weniger.

δ) **Allometabola:** *Aleyrodina*. Vier flügellose, platte Larvenstadien, darunter nur das erste beweglich, die anderen stummelbeinig. Unter der Kutikula des 4. Stadiums entwickelt sich als erstes flügeltragendes Stadium gleich die vollflügelige Imago. Hier ist die Flügelentwicklung am weitesten unter allen Insekten hinausgezögert, die äußere Metamorphose schneidet am tiefsten ein.

2. Die **Holometabola**, die Insekten mit vollkommener Verwandlung, sind durch ein präimaginales, mit seltenen Ausnahmen ruhendes und nicht zur Nahrungsaufnahme befähigtes Puppenstadium gekennzeichnet, das als erstes Stadium äußere Anlagen der Flügel und Genitalanhänge trägt und darin der Nympe der Neometabolen gleicht. Das Aussetzen der Nahrungsaufnahme bedeutet, im Gegensatz zu den Parametabolen, von Ausnahmefällen (viele Lepidopteren) abgesehen, keine Vorwegnahme eines imagoeigenen Merkmals, sondern ist, wie die mangelnde

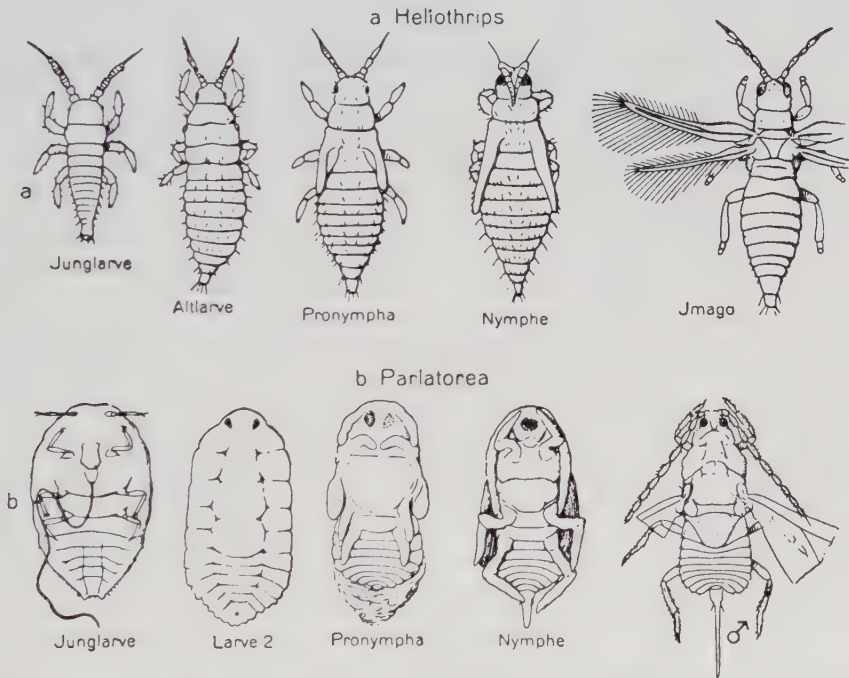


Fig. 128: Beispiele für Neometabolie. a Remetabolie einer Thysanoptere nach RUSSEL. b Parametabolie eines Diaspididen-♂ nach BERLESE. Die Junglarven sind stärker vergrößert als die anderen Stadien. (AUS WEBER).

Beweglichkeit, der äußere Ausdruck für eine tiefgreifende, während der Puppenruhe ablaufende innere Metamorphose, durch die sich die Holometabolen von den Neometabolen unterscheiden.

Was die **Jugendstadien** der Holometabolen anlangt, so ist für die **Larve** zunächst das Fehlen bestimmter imaginipetaler Merkmale, zumal äußerer Anlagen der Flügel und Genitalanhänge, kennzeichnend, doch wird ihr Aussehen im typischen Fall mehr durch imaginifugale Dilations- und Deviationsmerkmale bestimmt (s. oben).

Man kann am besten **Larventypen** abgrenzen und damit in die Formenfülle der Holometabolenlarven System bringen, wenn man die embryonal angelegten Dilationsmerkmale in den Vordergrund stellt, dabei besonders auf das Auftreten von Gliedmaßen achtet und die zweifelsfrei caenogenetischen Deviationsmerkmale erst in zweiter Linie berücksichtigt (Fig. 129);

**I. Die protopoden Larven** entsprechen der dilatorisch verlängerten protopoden Phase der Keimesentwicklung; sie sind oligomer, d.h. sie haben ein durch sekundäre Anamerie unvollständig gegliedertes Abdomen, höchstens rudimentäre Thorakalbeine und Kopfgliedmaßen, die, mit Ausnahme der hakenförmigen Mandibel, ebenfalls rudimentär sind: Cyclopoide Junglarven gewisser Schlupfwespen (Proctotrypoiden, Fig. 129 a-c).

**II. Die polypoden Larven** sind, wie alle folgenden, eumer, d.h. sie zeigen die volle Segmentzahl. Sie übernehmen aber aus der polypoden Phase der Keimesentwicklung eine Serie larveneigener Abdominalgliedmaßen, die, sekundär funktionsgeprägt, als Tracheenkiemen (Megalopteren Fig. 213 a, *Sisyra*) oder als stummelförmige Afterfüße dienen (eruciforme Larven: Lepidopterenraupen, Fig. 129 d u. 225 a, Afterraupen der Tenthrediniden [129 e], Mecopterenlarven, Fig. 230 a). Thorakalbeine kurz und meist nicht vollgliedrig, letzteres wie bei

**III. den oligopoden Larven.** Diese entsprechen, abgesehen von den embryo-eigenen Pleuropodien (S. 189) und den öfters vorkommenden larveneigenen, als Nachschieber funktionsgeprägten Pygopodien der oligopoden Phase der Keimesentwicklung und damit hinsichtlich der Extremitätenverteilung der Imago. Thorakalbeine oft lang, Habitus durch Deviation sehr verschiedenartig, campodeoid (Fig. 129 i), engerlingsförmig (h), asselförmig (131 a, 3), erucoid (Fig. 224 a) usw. Deviationsmerkmale überhaupt häufig: Neuroptera z.T. (Fig. 199 b, c), Trichoptera (Fig. 210 a), Coleoptera z.T. (Fig. 129 h u. 200).

**IV. Die apoden Larven oder Maden** sind beinlos oder besitzen nur ungegliederte Stummel an Stelle der Thorakalbeine, deren äußere Ausbildung bis zum Puppenstadium verschoben ist. Auch sonst zeigen sie ausgeprägte (embryonal-palingenetische) Dilationsmerkmale (homonome Segmentierung, fehlende Sklerotisierung s. S. 48). Sie leben frei im Wasser oder minierend in lebender (Parasiten) oder toter Substanz, als Fortbewegungsorgane können verschiedenartige Fortsätze, Stemmtdorne, -zapfen, -polster auftreten, die aber als Deviationsmerkmale nichts mit Gliedmaßen zu tun haben. Nach dem Bau des Kopfes kann man unterscheiden:

**1. Eucephale Maden**, mit normaler, höchstens in den Prothorax eingezogener Kopfkapsel: minierende Raupen, Afterraupen und Siricidenlarven (mit Beinstummeln), andere Hymenopterenlarven (schwache Kopfkapsel, dilatorisch rudimentäre Mundteile, Fig. 129 m), Curculioniden-, Buprestiden- und andere minierende Coleopterenlarven (Fig. 129 k, l, zum Teil mit Beinstummeln); Nematocerenlarven zum größten Teil (Fig. 232 a), Aphanipterenlarven (Fig. 237 a).

**2. Hemicephale und acephale Maden** mit dilatorisch und deviativ mehr oder weniger stark verändertem Kopf, mit teilweise rückgebildeter, halb oder größtenteils eingezogener oder eingestülpter Kopfkapsel und atypischen Mundwerkzeugen: Brachyceren zum größten Teil, cyclorrhaphe Dipteren (S. 401, Fig. 235 e).

Ausnahmsweise, bei dem Laufkäfer *Lebia scapularis*, kommt eine Präpupa vor, d.h. ein bereits mit Flügelanlagen versehenes letztes Larvenstadium, sonst folgt stets

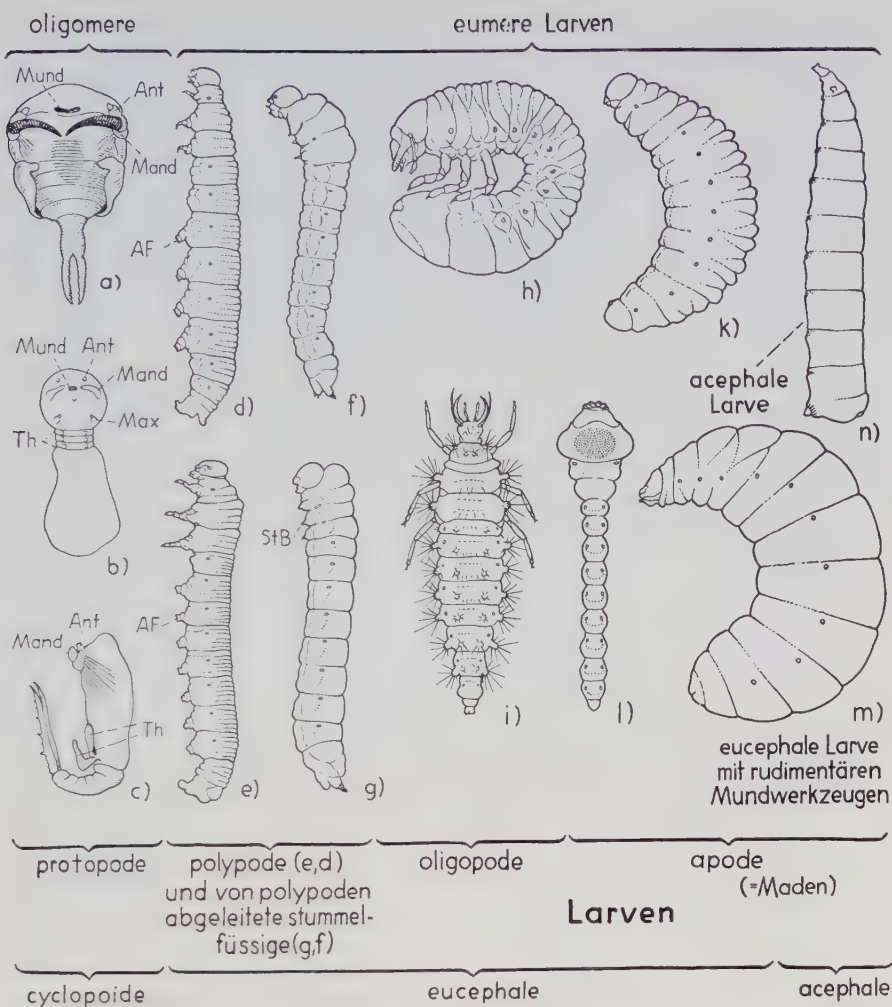


Fig. 129. Beispiele für die wichtigsten Larventypen der Holometabolen. a–c Junglarven von Platygasterinen (*Inostemma*, *Platygaster*, *Synopeas*), d typische Lepidopterenraupe (*Pieris*), e typische Afterraupen einer Tenthredinide (*Neodiprion*), f, g stummelfüßige Larve einer Cephide (*Janus*) und einer Siricide (*Tremex*), h Engerling eines Lamellicorniers (*Popillia*), i campodeoide Larve eines Planipenniers (*Chrysopa*), k Curculionidenlarve (*Anthonomus*), l Buprestidenlarve (*Chrysobothris*), m Apidenlarve (*Apis*), n Cyclorrhaphenlarve (*Musca*). (a–c aus WEBER, alle ändern nach PETERSON).

AF = Afterfuß, Ant = Antennenrudiment, Mand = Mandibel, Max = Maxillenrudiment, StB = Stummelfuß, Th = Thorax (mit Extremitätenrudimenten).

auf die gewöhnliche Larve die **Puppe** (Pupa, Chrysalis), die bereits die Gliederung und die Anhänge des imaginalen Körpers und keine oder nur nebensächliche deviative puppeneigene Merkmale erkennen läßt (Aufhängevorrichtungen, z.B. Cremaster, Fig. 134c, Stemmzapfen, Fig. 130f, Vorrichtungen zur Eröffnung der Puppen-

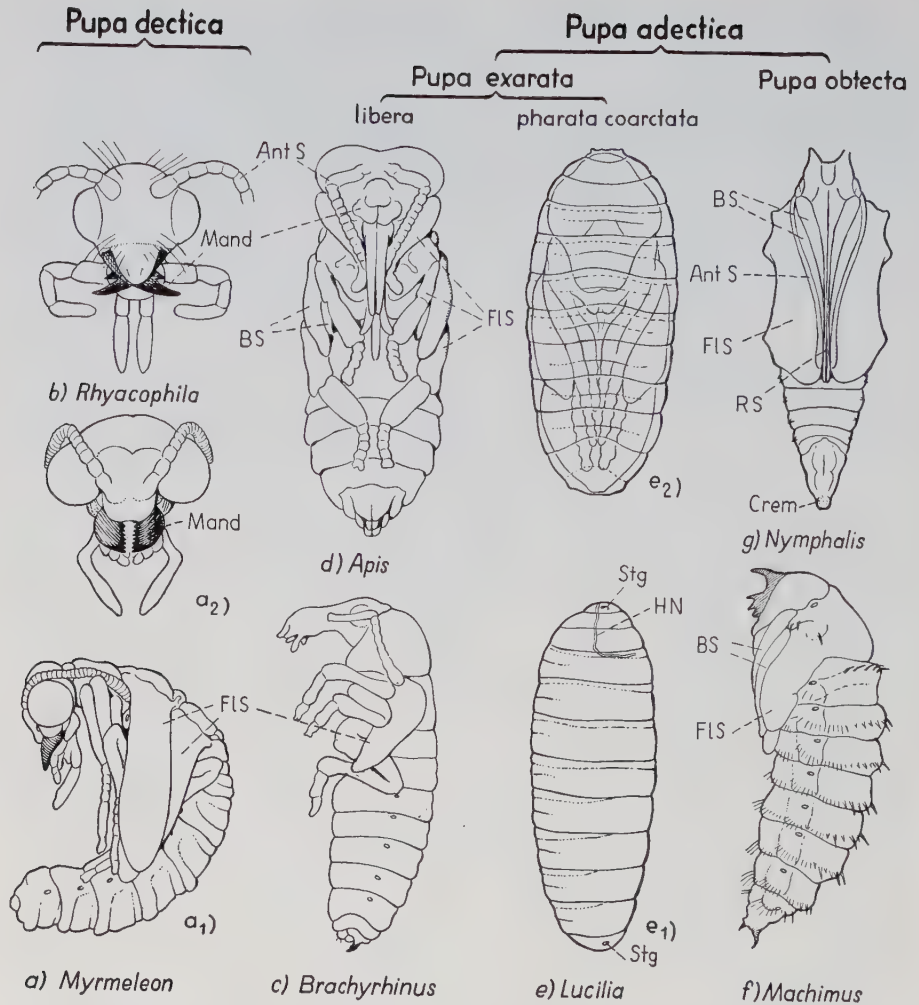


Fig. 130: Beispiele für die Puppentypen, untere Reihe Lateral-, obere Ventralansichten. a Planipennier, b Trichoptere, c Curculionide, d Apide, e Cyclorrhaphe, f Asilide, g Nymphalide. (a nach SUNDERMEIER, b nach HICKIN, c-e und g nach PETERSON, f nach MELIN). Ant = Antenne, BS = Beinscheide, Crem = Cremaster, FLS = Flügelscheide, HN = Häutungsnaht, Mand = funktionsfähige Puppenmandibel (in a und b), Mandibelscheide (c-f), RS = Rüsselscheide, Stg = Stigma.

hülle, Färbungs- und andere Trachtmerkmale). Folgende Puppentypen sind zu unterscheiden:

1. Die **Pupa dectica** (Fig. 130a, b), mit frei vom Körper abstehenden Flügelscheiden und Beinanlagen und mit sklerotisierten, bei älteren Puppen beweglichen Mandibeln, die zum Durchbeißen des Puppenkokons gebraucht werden: Neuropteren,



Mecopteren, Trichopteren, Micropterygiden und einige andere sehr primitive Schmetterlinge.

2. Die *Pupa aeductica* hat keine sklerotisierten oder beweglichen Mandibeln, sie kann auftreten als

a) *Pupa exarata* (Fig. 130c-e), deren Anhänge unsklerotisiert und unbeweglich bleiben, aber nicht mit dem Rumpf verkleben. Die Imago befreit sich nach der Imaginalhäutung aus den meist vorhandenen Puppenhüllen: Hierher gehören als *Pupae liberae* (freie Puppen) die meisten Coleopteren-, die Strepsipteren-, die Aphanipteren- und fast alle Hymenopterenpuppen (Fig. 130c, d). Die Cyclorrhaphenpuppe, als Tönnchenpuppe (Fig. 130e) oder *Pupa coarctata* bekannt, bildet einen Sonderfall, sie ist, genauer gesagt, eine *P. exarata dipharata coarctata*, das letzte Larvenstadium verpuppt sich innerhalb der puparisierten, d.h. nachträglich verhärteten, pigmentierten und dadurch zu einem tonnenförmigen Puparium gewordenen Kutikula des vorletzten Stadiums (vgl. auch Fig. 133 unten).

b) *Pupa obtecta*, Mumienpuppe, bei der die Antennen-, Bein- und Flügelscheiden durch die erhärtende Exuvialflüssigkeit mit dem Rumpf verklebt und die freiliegenden Kutikularflächen pigmentiert und stark sklerotisiert (puparisiert) werden (Fig. 130f, g, 134c). Vielfach bleibt die Imago einige Zeit pharat in dieser Puppenkutikula und befreit sich so auch aus den nicht selten vorkommenden Puppenkokons. Hierher gehören die Lepidopterenpuppen (mit den obigen Ausnahmen), die Nematoceren-, Brachyceren- und manche Coleopterenpuppen (Coccinelliden z.B.).

Innerhalb der Holometabolie sind folgende Sonderfälle zu unterscheiden:

a) *Eoholometabola*: *Megaloptera* (Fig. 213a, d, e), mit Embryonalkutikula, Larven sehr imagoähnlich, ohne deutliche Deviationsmerkmale, Dilationsmerkmale auf die larveneigene Polypodie beschränkt.

Die Larven leben im Wasser, Abdominalgliedmaßen als Tracheenkiemen funktionsgeprägt, Näheres s. S. 361. Die Raphididen mit ihren äußerst imagoähnlichen, aber terrestrischen und oligopoden Larven (Fig. 213b, c) leiten über zu den

b) *Euholometabola*, die die Hauptmasse der Holometabolen bilden. Embryonalkutikula fehlt in der Regel (Ausnahmen bei Neuropteren und Käfern). Larven stets durch larveneigene Dilations- und Deviationsmerkmale gekennzeichnet, sehr vielgestaltig (s. oben S. 219, Fig. 129), die Larvenstadien unter sich aber nur durch die zunehmende Größe (Fig. 131a), allenfalls in der Beborstung und der Gliederzahl der Palpen verschieden (Dytisciden). Abgeleitete Spezialfälle der Euholometabolie sind die folgenden Typen:

c) *Polymetabola*, bei denen die Larvenstadien unter sich ausgesprochene, meist funktionsgeprägte morphologische Unterschiede zeigen.

Derartiges gibt es besonders bei Arten, deren parasitische Larven im Laufe ihres Lebens ungleiche Leistungen zu vollbringen haben, z.B. bei den Proctotrypoidea mit ihren cyclopoiden Junglarven (Fig. 129a-c) und eucephalen, apoden Altlarven und bei vielen Coleopteren, deren Junglarven (Primärlarven), freibeweglich, den Wirt aufsuchen, während die älteren Stadien, weniger beweglich, raubparasitisch, parasitisch oder brutparasitisch leben und eine regressive Entwicklung der Beine und der Sklerotisierung aufweisen: *Lebia* (an Chrysomelidenpuppen), Rhipiphoriden (an Hymenopterenlarven oder Schaben), gewisse Staphyliniden, z.B. die Aleocharinen *Polystoma* und *Coprochara* (an Puparien von Dipteren), ferner die Strepsipteren, bei denen die regressive Entwicklung sich meist auch auf das ♀ erstreckt (näheres s. S. 374). Auf die regressive kann wieder eine progressive Entwicklung folgen (*Aleochara* u.a., Fig. 131b).

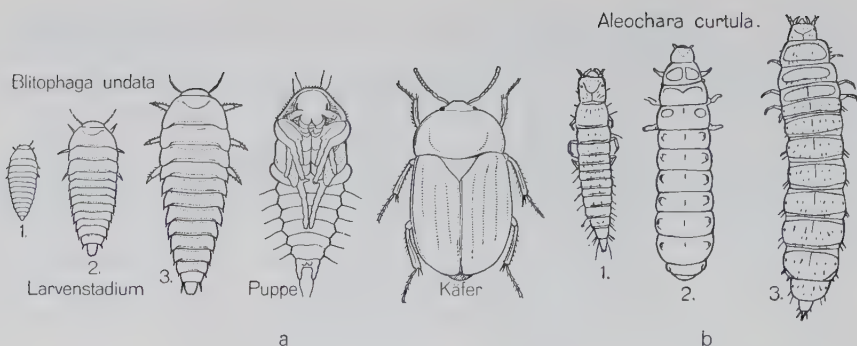


Fig. 131: Beispiele für Holometabolie. a Euholometabolie, Silphide (nach HEYMONS und v. LEMBERGEN), b Polymetabolie, Staphylinide (nach KEMNER aus PAULIAN) (nur die drei Larvenstadien dargestellt).

d) Bei den **Hypermetabola** bleibt das vorletzte Larvenstadium als Scheinpuppe (Larva coarctata pharata, Pseudochrysalis), von der Kutikula des vorhergehenden Stadiums umhüllt, unbeweglich und nimmt keine Nahrung auf. Hierher gehören allein die Meloiden, bei denen auf die Primärlarve, die im Habitus campodeoide Triungulinus-Larve (dreiklauige Beine), in der Regel ein zarthäutiges campodeoides 2. und dann zwei engerlingsähnliche Stadien, dann die Larva coarctata, dann nochmals ein frei bewegliches Larven- und endlich das Puppenstadium folgen (Lebensweise s. S. 486). Da bei *Meloë majalis* die beiden letzten Larvenstadien ausfallen können, ist die Überleitung von der Poly- zu der Hypermetabolie nicht schwierig, letztere erscheint lediglich als ein Sonderfall der ersteren.

e) Als **Cryptometabola** wurden die Termitoxeniinen (Phoriden) bezeichnet, in der Annahme, daß bei ihnen die ganze Jugendentwicklung sich in der Eischale (*Termitoxenia*) oder im Mutterleib (*Termitomyia*) vollziehe und daß beim Auskriechen bzw. bei der Geburt sogleich die fertige Fliege (S. 274) zum Vorschein komme. Exakt nachgewiesen ist indessen nur, daß bei einigen javanischen *Termitoxenia*-Arten sich die ganze Larvenentwicklung innerhalb des abgelegten Eies abspielt; die Larven verpuppen sich gleich nach dem Auskriechen.

3. Von der obigen Terminologie nicht erfaßt werden die Fälle der **Neotenie**, d. h. der Beibehaltung larvaler (oder pupaler) Charaktere bis zur Geschlechtsperiode.

Sie ist, auch als **normale Erscheinung**, bei den Insekten sehr häufig vertreten in Gestalt einer dilatorischen Entwicklung imaginipetaler Merkmale, die, vor allem beim ♀, das Auftreten imaginaler Merkmale verzögert oder verhindert und vielfach zur Unterdrückung einer Häutung führt. Von der Kurzflügeligkeit und Flügellosigkeit vieler Hemimetabolen (s. S. 260, 329, 333) gibt es alle Übergänge zu Formen mit ausgesprochen larviformen ♀♀ (Lampyriden, manche Psychiden, Mengenilliden, S. 373) oder pupiformen ♀♀ (andere Psychiden) bis zu ♀♀, die um ein Häutungsstadium früher als die ♂♂ die Geschlechtsreife erreichen (manche Staphyliniden, z. B. *Dulitcola*, *Stylopodia*, *Coccina*).

#### 1.12.2.2. Die Vorgänge bei der Jugendentwicklung

Zwei Vorgänge sind es, die, nebeneinander herlaufend und teilweise miteinander verschränkt, die Jugendentwicklung der Insekten hauptsächlich kennzeichnen, das **larvale Wachstum**, das stets mit Häutungen einhergeht, und die eigentliche **Metamorphose** (künftig einfach «Metamorphose» genannt), die Überführung der larvalen in die imaginale Organisation, die ebenfalls an Häutungen gebunden ist. Bei

den Holometabolen ist die Scheidung beider Erscheinungen einfach: das Wachstum ist auf die Larvenhäutungen beschränkt, die keine morphologischen Veränderungen imaginipetaler Art mit sich bringen, die Metamorphose konzentriert sich auf die Zeit der Verpuppung und der Puppenruhe, Puppen- und Imaginalhäutung sind Metamorphosehäutungen. Bei den Hemimetabolen fallen Wachstums- und Metamorphosehäutungen im typischen Fall zusammen: mit jeder Häutung nähert sich die Larve um einen Schritt der Gestalt der Imago und erreicht sie schließlich mit der Imaginalhäutung. Trotzdem ist es auch hier nötig, beide Erscheinungen wenigstens begrifflich zu trennen, nicht allein, weil die beiden Extreme durch viele Übergänge miteinander verbunden sind (s. oben), also um des morphologischen Vergleichs willen, sondern vor allem im Hinblick auf die Entwicklungsphysiologie (S. 245).

#### 1.12.2.2.1. *Das Wachstum und die Larvenhäutungen*

**1.12.2.2.1.1. Zytologie des Wachstums.** Während der Keimesentwicklung geschieht das Wachstum durchweg als Zellvermehrung durch typische Mitosen, die diploide Chromosomenzahl bleibt also erhalten. Dieser Wachstumsmodus findet sich vielfach auch noch während der Larvenentwicklung, doch kommt bei den meisten in der Larve tätigen Geweben bzw. Zellen ein Kern- und damit ein Zellwachstum hinzu, das zuweilen auf Kernsaftvermehrung, meist aber auf einer Vermehrung der in den Chromosomen enthaltenen, in der Regel spiralisierten Chromonemen beruht. Zwei Fälle sind dabei zu unterscheiden:

a) Bei der **Polytaenie** bleiben die an Zahl vervielfachten, entspiralisierten und dadurch in die Länge gestreckten Chromonemen je in ihrem Chromosom als Bündel vereint; es entstehen Riesenchromosomen, die Chromosomenzahl des entsprechend vergrößerten Kerns bleibt aber unverändert. Das bekannteste Beispiel bilden die für die Vererbungs-forschung so wichtig gewordenen polytaenen Chromosomen der Labialdrüsenzellen der Dipterenlarven, die Chromonemenzahl steigt hier z.B. bei *Drosophila* auf über 1000 in einem Chromosom.

b) Im zweiten Fall, bei der **Endopolyploidie**, trennen sich die vervielfachten Chromonemen und bilden eine entsprechende Anzahl von Einzelchromosomen aus. Es spalten sich also sämtliche Chromosomen eines Kerns, ohne daß eine Spindel gebildet oder die Kernmembran zerstört wird, und es kommt bei diesem Vorgang, der als Endomitose bezeichnet wird, zu einer Verdoppelung und bei Wiederholung zu einer Vervielfachung der diploiden Chromosomenzahl, zur Tetraploidie (4-ploidie), Oktoploidie (8-ploidie) usw. oder allgemein zur Polyploidie. Sie führt, gleich der Polytaenie, neben der sie in einem Organ vorkommen kann (Labialdrüsen mancher Gallmücken), zu einer je nach dem erreichten Polyploidiegrad verschieden weitgehenden Kern- und Zellvergrößerung, ermöglicht Wachstum ohne die mit der typischen Mitose, der Exomitose, unvermeidlich verbundenen Funktions-, besonders Stoffwechselstörungen und findet sich dementsprechend besonders ausgeprägt bei Organen mit hohen Stoffwechselleistungen: die übergroßen verzweigten Kerne der Labialdrüsen der Raupen (Seidendrüsen) und Wanzen (Speicheldrüsen) sind mindestens 512- bzw. 1024-ploid, und Entsprechendes gilt, wie schon erwähnt, von den polytaenen Speicheldrüsenchromosomen. Bei anderen Organen geht die Polyploidie nicht so weit: Bei den hemimetabolen Wanzen z.B. werden die Malpighigefäße 32- bis 64-ploid, die Hodensepten 16-ploid, und auch die Mitteldarmzellen wachsen jeweils aus den diploiden (embryonalen) Regenerationszellen nur zur 16-ploidie heran, die Epidermis- und die Ganglienzellen bleiben sogar zeitlebens diploid. Die Holometabolen verhalten sich in dieser Hinsicht verschieden: bei der Chrysomelide *Melasoma* wachsen alle larvalen Organe mit Ausnahme der Malpighigefäße mitotisch, bei *Aedes* wachsen Fettkörper, Epidermis und Ganglienzellen durch Zellvermehrung, die anderen Organe durch Zellvergrößerung, bei



den Schmetterlingen kann auch die larvale Epidermis durch Zellvergrößerung wachsen und bei den Cyclorrhaphen ist dies sogar die Regel, in ihren trichogenen Zellen kommen Riesenchromosomen vor. Wird die Polyploidie nicht allzusehr gesteigert (bis 32-ploidie), so gestattet sie noch mitotische Teilungen ohne Veränderung der Chromosomenzahl: die 4- bis 8-ploid gewordenen Fettkörperzellen der Wanzen teilen sich noch, und ähnliches ist bei Odonaten, Hymenopteren und Dipteren für die Tracheenmatrix und die Rectalpapillen nachgewiesen. Diese Teilungsvorgänge scheinen vielfach den Häutungsrythmus mitzumachen, auch bei der Epidermis, soweit diese überhaupt Polyploidie zeigt. Jedenfalls findet man z.B. bei Raupen einen Abfall der Kurven der Kerngrößen jeweils nach der Häutung (Fettkörper, Epidermis). Dies entspricht den Mitosewellen, die jeweils zwischen zwei Häutungen, das Wachstum einleitend, bei denjenigen Formen über die Epidermis laufen, bei denen diese keine Polyploidie zeigt. Hochpolyploide Teile büßen die Teilungsfähigkeit ganz ein, können daher keine tiefgreifenden Umbildungen mehr erfahren, gehen, wenn sie nicht unverändert auf die Imago übernommen werden (Malpighigefäße), bei der Metamorphose der Holometabolen zugrunde und werden von diploid gebliebenen Imaginalanlagen aus ersetzt, wie das z.B. auch für die larvale Epidermis der Cyclorrhaphen zutrifft (S. 240, Fig. 137 a, b). Die nur mäßig polyploiden Hinterdarmzellen der *Culex*-Larve werden dagegen bei der Metamorphose durch **somatische Reduktion** wieder tetra- oder diploid und können nun zur Bildung des imaginalen Hinterdarms beitragen.

**1.12.2.2.1.2. Wachstumsverlauf, Häutungsverlauf und Häutungsfolge.** Das starke Wachstum, das der Insektenkörper während der Jugendentwicklung durchmacht (Fig. 127, 131), wird, da die Dehnungsfähigkeit der Kutikula bestimmte Grenzen hat, nur durch die eingeschalteten Häutungen ermöglicht, aber jeweils durch die oben erwähnten Zellteilungsvorgänge eingeleitet und weiter dadurch vorbereitet, daß wenigstens die stark wachsenden Hautpartien sich unter der alten Kutikula in Falten legen, die nach der Häutung ausgeglichen werden.

Bei sklerotisierten Teilen geschieht der Ausgleich sofort, noch vor der Aushärtung, und ein weiteres Wachstum ist dann nicht mehr möglich. Weichhäutige Stellen können dagegen noch lange eine bedeutende Dehnungsfähigkeit behalten, die z. T. durch späteren Ausgleich vorhandener Runzeln, z. T. durch echte Dehnung der Kutikula zu erklären ist. Bei Formen, deren Körperdecke schon im Larvenstadium in größerer Ausdehnung sklerotisiert ist, wie etwa bei den meisten Hemimetabolen, steigt die **Kurve des Längenwachstums** daher treppenförmig an, da auf jede Häutung ein durch plötzlichen Ausgleich der Falten der neuen Kutikula hervorgerufener Wachstumssprung folgt. Bei Formen mit weichhäutigen Larven dagegen, z. B. bei den meisten Holometabolen, läßt das Wachstum bis zur nächsten Häutung allmählich nach. Übergänge zwischen beiden Wachstumstypen sind häufiger als die Extreme, bei weichhäutigen Larven zeigt wenigstens der sklerotisierte Kopf Wachstumssprünge, bei stärker sklerotisierten hat oft wenigstens der Hinterleib die Fähigkeit zu allmählicher Dehnung mindestens durch Ausgleich der Membranfalten der Segmentgrenzen.

Mit einiger Genauigkeit läßt sich am Wachstum sklerotisierter Teile die **Dyarsche Regel** ablesen, wonach die Längenzunahme im Verlauf der Häutungen im Sinn einer geometrischen Reihe erfolgt, die Wachstumsrate also konstant bleibt. Die Regel gilt aber, nicht ohne Ausnahmen, überhaupt nur für Körperteile, denn die Insekten zeigen kein isometrisches (harmonisches), für alle Teile gleichmäßiges, sondern **allometrisches** (heterogones) **Wachstum**, d. h. die einzelnen Teile oder Anhänge können sehr verschiedene Wachstumsraten haben. Dies gilt selbst für das Larvenwachstum der Holometabolen, wo mindestens der bei der Junglarve stets unverhältnismäßig große Kopf weniger stark wächst als der Rumpf, viel mehr aber für die Larvenhäutungen der Hemimetabolen (Fig. 127 b), wo z. B. die Flügelanlagen positiv allometrisch wachsen, und noch mehr für die Metamorphosehäutungen der Holometabolen.



Die **Gewichtskurve** steigt nach den Häutungen jeweils allmählich an und zeigt vor jeder Häutung regelmäßig einen kleinen Abstieg als Ausdruck des lebhaften Stoffwechsels der Häutungsperiode. Sehr deutlich ist der Abstieg z.B. bei blutsaugenden Wanzen.

Schon auf Grund dieser Beobachtung verbietet sich eine grobmechanische Erklärung des im übernächsten Absatz als Endglied einer Reihe von Vorgängen geschilderten Platzens der alten Kutikula, der Exuvie. Zu gleicher Zeit wird, vor der **Häutung**, von allen Epidermiszellen (Muskelansätze s. S. 239), vom Epithel des Vorder- und Hinterdarms und von der Tracheenmatrix die neue Kutikula (bzw. Intima) gebildet, die alte abgehoben und teilweise verdaut; und das Abstreifen der Exuvie, die Häutung im engeren Sinn, kann sich dann im ganzen vollziehen.

Alle Teile bleiben dabei im natürlichen Zusammenhang, die alte Tracheenintima wird an bestimmten Stellen zerrissen und stückweise durch die Stigmen, ebenso wie die Intima der ektodermalen Darmabschnitte durch den Mund und After, herausgezogen; höchstens die kutikularen Teile des Proventriculus bleiben zurück und werden mit dem Kot ausgestoßen.

Daß bei der Auflösung der alten Endkutikula dünne Stellen der Exokutikula als vorgebildete Bruchlinie, als Häutungsnahte freigelegt werden, wird auf S. 231 noch erwähnt. Eine solche Linie zieht sich bei der Mehrzahl der Larven vom ersten Abdominalsegment über den Thoraxrücken bis zum Kopfdach, wo sie sich gabelt (Fig. 127, S. 215). Seltener liegt die Bruchlinie ringförmig in der Halsgegend (manche Raupen) oder am Hinterende (Fliegenmaden), selten wird die Exuvie in unregelmäßige Fetzen zersprengt (gewisse Hymenopterenmaden). Die Sprengung erfolgt durch eine plötzliche Steigerung des Blutdrucks, die durch Verschlucken von Luft als allgemeine Drucksteigerung erreicht wird (Schaben, Phasmiden) oder durch Verlagerung des Darminhalts bzw. durch Muskelkontraktionen (sogar besondere Häutungsmuskeln kommen vor) auf die Gegend der Bruchlinien lokalisiert wird, gegen die vorwölbare Hautpartien gepreßt werden (Saltatorien, Gerriden). Das Abstreifen der Exuvie, das durch die Schmierwirkung der Exuvialflüssigkeit erleichtert wird, beginnt unter peristaltischen Bewegungen der Rumpfmuskulatur und wird durch Beinarbeit zu Ende geführt. Die Glättung der neuen Kutikula geschieht nötigenfalls durch weitere Erhöhung des Blutdrucks, die durch Aufnahme von Luft oder Wasser (Wasserinsekten) in den Darm erreicht wird.

Die **Zahl der Häutungen** schwankt zwischen 1 bei *Japyx* und *Campodea* und über 40 bei Ephemeropteren, sie ist bei manchen systematischen Gruppen fast durchweg gleich (5 bei Heteropteren, 6 bei vollflügligen, 5 bei *Cerobasis* und anderen flügellosen Copeognathen), bei anderen von Art zu Art verschieden (3 bis über 9 bei Schmetterlingen), bleibt aber innerhalb der Art im allgemeinen konstant.

Nicht selten zeigt indessen, umgekehrt wie bei den oben erwähnten neotenischen Formen (S. 222), das ♀ mehr Häutungen als das ♂, z.B. bei *Sphodromantis* und vielen Kleinschmetterlingen (*Ephestia*, *Tineola*), bei denen, wie bei zahlreichen Käfern mit ebenfalls sehr trockener Kost (*Dermestes*, *Anthrenus*, *Tenebrio*), auch die Häutungsanzahl überhaupt in Abhängigkeit von Außenfaktoren (Temperatur, Nahrungsqualität) in verschiedenen weiten Grenzen schwankt, z.B. ernährungsbedingt zwischen 4 und 40 bei *Tineola*, temperaturbedingt zwischen 2 und 5 Raupenhäutungen bei dem Spanner *Ptychopoda*. Bei diesem bildet die Tatsache, daß Raupen des 2. Stadiums, denen noch vier Häutungen bevorstehen, eine geringere Kopfgröße haben als solche, die sich nur noch 2- oder 3mal häuten werden, eine Bestätigung der Dyarschen Regel. Doch zeigt *Tineola*, daß Häutungen auch ganz ohne Wachstum erfolgen können.

#### 1.12.2.2.2. Die äußere Metamorphose

Wird das Wachstum an bestimmten Stellen (positiv allometrisch) gesteigert, so kann es zur Vergrößerung und Umformung vorhandener bzw. zur Bildung neuer epidermaler Anlagen führen. Umgekehrt ermöglicht ein (negativ allometrisches) Zurückbleiben gewisser Stellen im Wachstum die Rückbildung larvaler Teile und so, zusammen mit den erstgenannten Vorgängen, die **Umgliederungen des Stammes und der Anhänge**, die auch den Hemimetabolen keineswegs fehlen.

Im einfachsten Fall wird z.B. eine larvale Gliedmaße durch besonders gesteigertes Wachstum ringförmiger Epidermisteile im Sinne von Fig. 132a reicher gegliedert. Auf diese Art können etwa aus kurzen und wenig gegliederten Larvenantennen (S. 56) oder -beinen die vollgliedrigen imaginalen Anhänge werden, wobei die Aufgliederung über mehrere Häutungsperioden verteilt oder auf die letzte konzentriert ist: **äußere Imaginalanlage**. Hat der imaginale Anhang in der Kutikula des larvalen nicht genug Platz zur Entfaltung, so kann schon bei gewissen Hemimetabolen (Aleyrodina, Beine) der in Fig. 132b dargestellte, auch bei manchen Holometabolen (Mecoptera) verwirklichte Fall eintreten, daß sich der imaginale Anhang gekrümmt zwischen die alte und die neue Kutikula des Rumpfes zwängt, um erst bei der Häutung gestreckt zu werden: **freie Imaginalanlage**. Häufiger aber kommt es zu einem Versinken des imaginalen Anhangs in einen durch Einstülpung der Epidermis entstehenden Hohlraum: **versenkte Imaginalanlage** (Fig. 132c). Auf diese Weise bilden sich schon bei gewissen Paurometabolen (Psyllinen) die äußeren Geschlechtsorgane, bei manchen Neometabolen (Diaspidinen-♂♂) die Beine und die imaginalen Gliedmaßen überhaupt bei der Mehrzahl der Holometabolen mit oligo- oder poly-poden Larven. Fehlen die Beine bei der Larve, so geht ihre Neubildung von den versenkten embryonalen Gliedmaßenknospen (*Sitophilus*, S. 213) oder von bereits frühlarval unter der Kutikula erkennbaren Epidermisverdickungen, den Imaginalscheiben aus, die durch

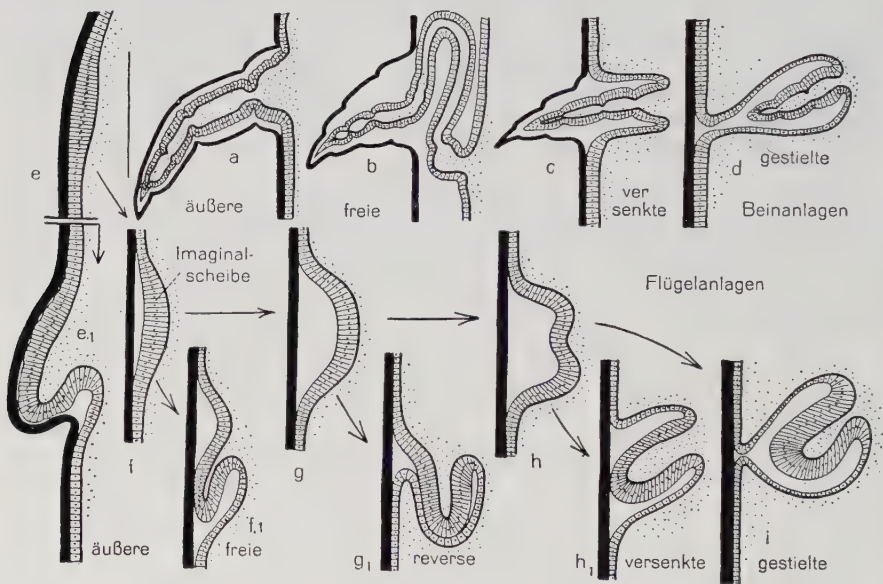


Fig. 132: Die Hauptformen der Imaginalanlagen von Anhängen und ihre Entstehung im Schnitt. a–d Beinanlagen, e–i Flügelanlagen, jeweils zwei Entwicklungsphasen dargestellt. Näheres s. Text.

Einstülpung in die Tiefe rücken und so zu versenkten, meist **gestielten Imaginalanlagen** werden (Fig. 132d). Auch bei den (kurzbeinigen) Raupen geht die Bildung des imaginalen Beins allein von einer lokalen Verdickung der Epidermis der Raupenbeinbasis, also ebenfalls von einer Imaginalscheibe aus, was möglicherweise mit Polyploidie der larvalen Epidermis zusammenhängt.

Bei den **Flügelanlagen** ist der Ausgangspunkt der Entwicklung stets eine Imaginalscheibe (Fig. 132e), die bei den Hemimetabolen zur äußeren Imaginalanlage, der Flügelscheide, wird (e<sub>1</sub>) und sich im typischen Fall von Häutung zu Häutung vergrößert. Bei den Neo- und manchen Holometabolen (gewisse Coleopteren) bilden sich die Flügel von der Imaginalscheibe aus als freie Imaginalanlagen unter der Kutikula (f), bei anderen Holometabolen als versenkte Anlagen, unter denen wieder verschiedene Formen unterschieden werden können (g-i), nämlich reverse Flügelanlagen z.B. bei den Planipenniern, den Schmetterlingen, Coccinelliden und Chrysomeliden, einfach versenkte bei den Lamellicorniern und Nematoceren und gestielte Flügelanlagen bei den Cyclorrhaphen (Weiterentwicklung des Flügels s. S. 237).

Während die Ausstülpung bzw. Ausbreitung der vorbereiteten Anlagen bei den, Hemimetabolen fast immer erst im Verlauf der Häutung unter der Wirkung des Blutdrucks geschieht, ist es für die Holometabolen kennzeichnend, daß die äußere Gestalt der Puppe bereits vor der Puppenhäutung unter der Kutikula der Vorpuppenphase fertiggestellt wird. Bei dieser Umgliederung, die aus mehr oder weniger tief versenkten Imaginalanlagen die äußeren, pupalen Bein-Flügelscheiden usw. macht und sich in entsprechender Weise auf den Stamm erstreckt, können Muskeln direkt oder auf dem Umweg über lokale Steigerungen des Blutdrucks mitwirken (z.B. bei der Ausstülpung des pupalen Kopfes der Cyclorrhaphen, Fig. 133g-i), in der Regel aber sind es überwiegend Wachstums- und Rückbildungserscheinungen, die die pupale Form und Lagerung der Teile herbeiführen. Erst wenn diese äußere Umgliederung, für die Fig. 133 zwei Beispiele zeigt, abgeschlossen ist, erfolgt das Abstreifen der Larvenkutikula und wird somit die **Verpuppung** als Häutung äußerlich sichtbar vollzogen (Fig. 149a), wobei meist eine Verkürzung des Rumpfes, jedenfalls aber kein Längenwachstum erfolgt. Schon dadurch kennzeichnet sich die Puppenhäutung als reine Metamorphosehäutung gegenüber den Larvenhäutungen auch der Hemimetabolen. Vorgänge, die sich bei den letzteren über alle Häutungsstadien hinweg offen und schrittweise vollziehen, werden bei den Holometabolen zwar ebenfalls von langer Hand, aber verborgen, subkutikular, vorbereitet und bleiben daher von den Larvenhäutungen unabhängig. Selbst die sprunghafte, auf das letzte Larvenstadium zusammengedrückte Entfaltung der Imaginalanlagen spielt sich unter der Kutikula ab, und die geschehenen Abänderungen werden erst bei der Verpuppung sichtbar, die dadurch um so überraschender wirkt.

Bei der Tönnchenpuppe (Fig. 133e-i) werden sie überhaupt nicht vor dem Imaginalstadium sichtbar, weil schon die vorletzte Larvenkutikula nicht abgestreift, sondern zum Puparium umgebildet (puparisiert) wird. In anderen Fällen sucht die Larve vor der Zeit der Umgliederung, der Vorpuppenphase, die stets durch Aufgabe der Nahrungsaufnahme eingeleitet wird, einen geschützten Ort auf oder richtet sich selbst einen solchen her. Letzteres kann durch Ausgraben oder Ausnagen einer Höhle (Puppenwiege) geschehen, wie bei vielen Käfern, oder durch Herstellen einer Puppenhülle aus körperfremdem Material (Nagespäne bei vielen Käfern, Sand beim Ameisenlöwen), das durch erhärtende Ausscheidungen des Mitteldarms oder der Malpighigefäße gebunden wird. Diese können regelrechte Seidenfäden sein, wie z.B. bei gewissen Käfern und dem Ameisenlöwen, und können dann, z.B. bei anderen Planipennierlarven, ebenso wie das Seidensekret der Labialdrüsen bei Schmetterlingen und Hautflüglern, auch ganz ohne fremdes Material zu Puppenkokons versponnen werden. Seltener liegen die Puppen frei, wie z.B. bei den Tag-



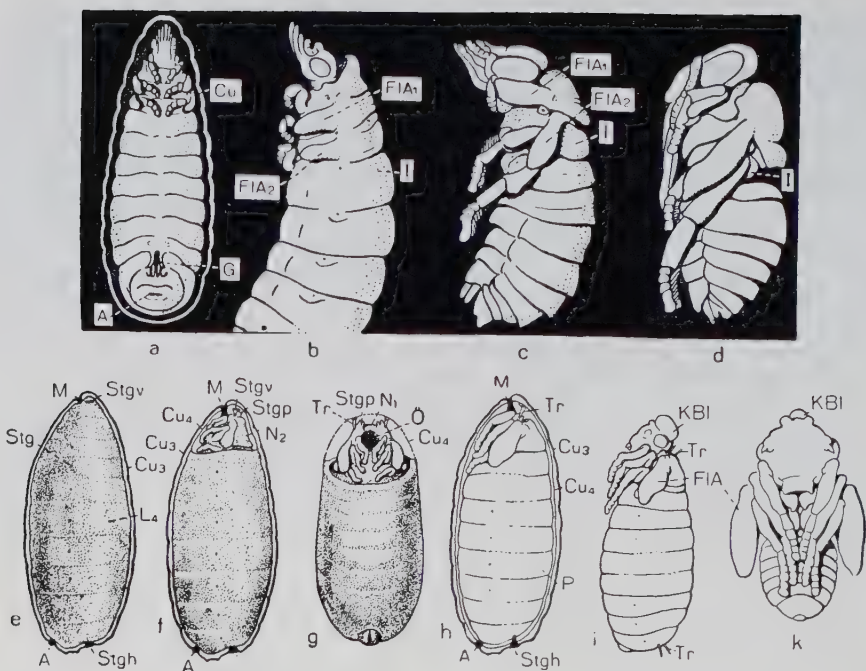


Fig. 133: Die Bildung der Puppe.

a-d bei *Apis mellifica*. a in Bildung begriffene Puppe innerhalb der Larvenkutikula (Cu), Ventralansicht, b dasselbe in Lateralansicht, c weiter fortgeschrittene Entwicklungsphase, Larvenkutikula entfernt, d fertige Puppe nach dem Abstreifen der Larvenkutikula.

A = After, FIA<sub>1,2</sub> = Flügelanlage, G = Giftstachel, I = 1. Abdominalsegment.

e-k Bei *Rhagoletis pomonella* (Fruchtflye). e Das 4. Larvenstadium (L<sub>4</sub>) von der Kutikula des 3. umhüllt (Cu<sub>3</sub>); f Beginn der Puppenbildung, Lateralansicht, g Ventralansicht, h weiter fortgeschrittene Entwicklungsphase kurz vor der Ausstülpung des imaginalen Kopfes, i nach der Ausstülpung des Kopfes, k fertige Puppe, aus der Hülle genommen. (Nach SNODGRASS aus WEBER).

A = After, Cu<sub>3,4</sub> = Kutikula des 3. und 4. Stadiums, FIA = Flügelanlage, KBI = Kopfblase, M = Mund, N<sub>1</sub> = Pronotum, N<sub>2</sub> = Mesonotum, Ö = Höhle des noch eingestülpten Kopfes, P = Puppe, Stgh = Hinterstigma, Stgp = pupales Vorderstigma, Stgv = larvales Vorderstigma, Tr = Trachee.

faltern, den Nematoceren und den Coccinelliden (Mumienpuppen s. S. 221). Auch die ruhenden Nymphenstadien der Coccinen sind regelmäßig durch Sekrethüllen geschützt (Wachs, Lacke, Seide).

Haben die imaginalen Teile unter der Kutikula des letzten Jugendstadiums ihre endgültige Ausgestaltung und histologische Differenzierung erfahren und damit ihre Funktionsfähigkeit erlangt, so kann, als Abschluß der Entwicklung, sofort nach der Abhebung jener Kutikula das (Aus-)Schlüpfen der Imago erfolgen. Dabei handelt es sich stets um einen einfachen Häutungsvorgang, die **Imaginalhäutung** (Fig. 134), bei der die Exuvie mit den gewöhnlichen Mitteln, oft an vorgebildeten, den Häutungsnahten entsprechenden Bruchlinien gesprengt wird, bei



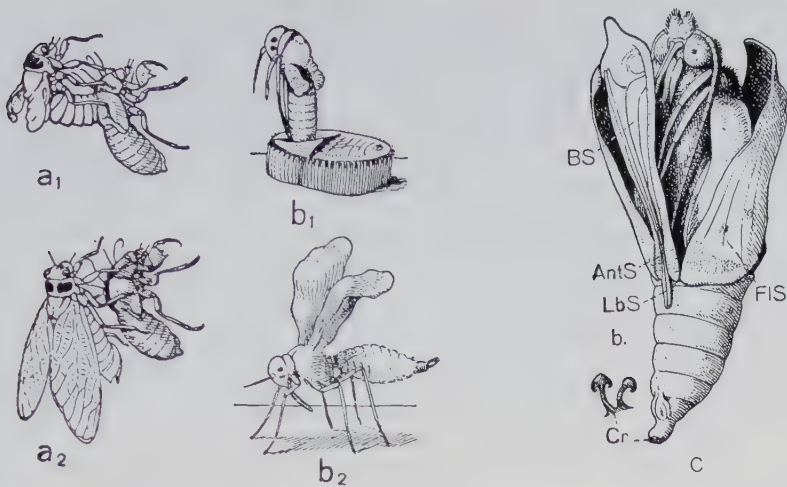


Fig. 134: a Zwei Phasen des Schlüpfens einer Paurometabole (Cicadide, *Magicicada septemdecim*, nach SNODGRASS), b dasselbe von einer Allometabolen (*Trialeurodes*, nach WEBER) c Imago eines Schmetterlings (*Pieris*, Holometabola) beim Schlüpfen, Puppenkutikula gesprengt. (Nach PFURTSCHELLER).

AntS = Antennenscheiden, BS = Beinscheiden, Cr = Cremaster, Aufhängevorrichtung, FIS = Flügelscheiden, LbS = Rüsselscheide.

Schmetterlingen z.B. entlang der Flügelscheiden und auf dem Rücken (Fig. 134c). Auch die Puparien der Cyclorrhaphen zeigen solche Nähte (Fig. 130e, HN), die einen Deckel abgrenzen. Er wird durch Ausstülpung einer später wieder eingezogenen Blase der Stirngegend, des Ptilinium (Kopfblase KBL, Fig. 133i, k), abgesprengt.

Bei den Holometabolen bleibt die Imago nicht selten pharal in der Puppenkutikula stecken und kann in diesem Zustand überwintern (viele Tagfalter), sich schreitend fortbewegen (manche Neuropteren) oder schwimmen (Trichopteren), kann sich mit Hilfe puppeneigener Kutikularhaken (manche Schmetterlinge) oder der pupalen, von Imaginalmuskeln betätigten Mandibel (Pupa dectica, Fig. 130a, b) aus dem Puppenkokon befreien, ja sogar parthenogenetisch Eier ablegen (manche Chironomiden).

Zuletzt jedenfalls schlüpft die Imago aus der Exuvie, befreit sich, falls das nicht schon vorher geschah, aus dem Puppenkokon oder anderen schützenden Hüllen oder gräbt sich aus dem Boden oder der Puppenwiege heraus, breitet im Freien die in ihren Scheiden stark gefaltet gewesen Flügeln durch Einpressen von Blut in ihre Lakunen aus (Fig. 134a, b), läßt sie wie die ganze Kutikula aushärten (S. 231, 237) und gibt vielfach (Allo-, Holometabola) die im Darm angehäuften Abfallstoffe als eine trübe Flüssigkeit, das Mekonium, ab. Die Ausfärbung findet entweder schon vor dem Schlüpfen (Schmetterlinge, Fliegen) oder hernach bei der Aushärtung statt (Käfer, z.B. *Tenebrio*).

#### 1.12.2.2.3. Die innere Metamorphose

Wenn man die äußerlich erkennbaren postembryonalen Umwandlungen als äußere Metamorphose der inneren gegenüberstellt, so muß man sich darüber klar sein, daß eine scharfe Abgrenzung in keinem Sinne möglich ist, auch bei den Holo-

metabolen nicht, bei denen die äußere Metamorphose bei, die innere nach der Verpuppung ihren Höhepunkt erreicht. Bei beiden Erscheinungen handelt es sich um das Ergebnis gleichartiger Vorgänge, die an den epidermalen bzw. den inneren Organen ablaufen und stets aus einem Wechselspiel von Histogenese und Histolyse bestehen. Daß die extremen Hemi- und Holometabolen durch zahlreiche Zwischenstufen miteinander verbunden sind, zeigt sich am deutlichsten, wenn man jene beiden Prozesse kennzeichnet und ihre wechselnde Bedeutung für die Metamorphose der einzelnen Organe feststellt.

**1.12.2.2.3.1. Histogenese** ist jeder postembryonale Aufbau imaginaler Organe oder Gewebe, ob er nun, wie bei den meisten Hemimetabolen, allmählich, im Verlauf der Larvenentwicklung, oder, wie bei den Holometabolen, plötzlich, wenn auch von langer Hand vorbereitet (s. oben), mit der Verpuppung einsetzt. Voraussetzung für die Histogenese sind in jedem Fall die larvalen Wachstumsvorgänge, und auch die Histogenese selbst ist als Wachstumsvorgang zu begreifen, gleichgültig ob sie als eine einfache Fortsetzung des Larvenwachstums von histologisch differenzierten, funktionierenden, vielfach polyploiden «larvalen» Zellen oder von embryonal, d.h. undifferenziert und diploid gebliebenen Primordialzellen ausgeht. Im ersten Fall, der z.B. für die Epidermis, die Tracheen und die ektodermalen Darmteile der Hemimetabolen, aber auch vieler Holometabolen die Regel ist, gehen die larvalen Zellen unverändert, durch somatische Reduktion oder mitotisch geteilt oder auch durch Steigerung der Polyploidie gewachsen (s. S. 223ff.), zuweilen nach Ausstoßung von Chromatin oder Plasmateilen (Entdifferenzierung?) mindestens zum großen Teil auf die Imago über. Im zweiten Fall entstehen die imaginalen Gewebe aus jenen Primordialzellen, die man im Hinblick auf ihre künftige Bedeutung auch als Imaginalzellen bezeichnen kann und die, analog den Regenerationszellen des Mitteldarmepithels (Fig. 61a), einzeln oder als Zellinseln, als vielzellige, den Regenerationsnestern (Fig. 61b–e) gleichende Imaginalanlagen (primordiale Histoblasten) in die dem Untergang geweihten larvalen Gewebe eingestreut sind. Jedenfalls bleiben die künftigen Imaginalzellen von den histolytischen Prozessen verschont.

**1.12.2.2.3.2. Histolyse** ist jeder Abbau spezifisch larvaler Gewebe oder Zellen, gleichgültig, auf welche Weise er zustande kommt. Da schon bei der äußeren Metamorphose der Hemimetabolen larvale Anhänge nicht nur im Wachstum zurückbleiben, sondern auch absolut kleiner werden können (Fangmaske der Odonatenlarven, S. 314), muß hier schon eine Beseitigung von Zellen möglich sein, die analog der Ausstoßung verbrauchter Drüsenzellen aus dem Verband des Mitteldarmepithels (S. 95), aber nach innen, in die Leibeshöhle hinein, oder auf andere Weise geschieht.

Auch eine Abstoßung ganzer Anhänge, z.B. der äußeren Tracheenkiemen der Ephe-meropteren- und Odonatenlarven kommt bei deren Imaginalhäutung vor. Sie wird, wie die Autotomie (S. 314), die bei den gleichen Anhängen auftritt, durch vorgebildete, die Wunden provisorisch verschließende Bindegewebslamellen ermöglicht, über die sich dann die Epidermis zusammenschließt.

Weit größere Bedeutung hat die Histolyse bei den Holometabolen, bei denen in extremen Fällen (Cyclorrhapha) die larvalen Organe mit Einschluß der Epidermis größtenteils abgebaut und von den Imaginalanlagen aus ersetzt werden. Zwischen diesem Extrem und dem Verhalten der Hemimetabolen gibt es alle Übergänge nicht nur von Art zu Art, sondern auch bei den einzelnen Organen einer und derselben

Art. Je größer die Bedeutung imaginaler Zellen für die Histogenese ist, um so tiefer muß naturgemäß die Histolyse einschneiden. Wie sie zustande kommt, ist strittig. Offenbar gibt es verschiedene Möglichkeiten, die im Einzelfall eine ungleich wichtige Rolle spielen und deren eine stark oder ganz überwiegen kann:

Wie *Simulium* und andere Nematoceren sowie manche Schmetterlinge und Käfer zeigen, kann die Hystolyse allein durch **Autolyse**, d.h. durch Selbstauflösung larvaler Zellen aus ungenügend bekannten inneren Ursachen, herbeigeführt werden. Meist aber tragen die Blutzellen wenigstens durch **Lyozytose**, d.h. durch extrazelluläre Verdauung larvaler Zellen mittels ausgeschiedener Enzyme oder dadurch zur Histolyse bei, daß sie in bereits eingeleitete Auflösungsvorgänge früher oder später durch **Phagozytose**, d.h. intrazelluläre Verdauung von Zellfragmenten, eingreifen. Verschiedene Abstufungen dieses Verhaltens zeigen sich bei den Blepharoceriden und den Cyclorrhaphen. Bei den Muskeln von *Lucilia* z.B. werden erst die letzten Abbaufragmente phagozytiert, die Phagozyten der nahe verwandten Schmeißfliege *Calliphora* treten dagegen früher in Tätigkeit und bilden, mit Abbaustoffen beladen, die sog. Körnchenkügelchen. Ausschließlich durch Phagozytose geschieht der Abbau offensichtlich bei den apocriten Hymenopteren und bei manchen Käfern (*Galerucella*); die von den Phagozyten angegriffenen Zellen erscheinen hier noch völlig unverändert. In jedem Fall werden die bei der Histolyse abgebauten Teile anderweitiger Verwendung als Baustoffe zugeführt.

1.12.2.2.3.3. Faßt man das **Verhalten der einzelnen Organe während der Verwandlung** ins Auge, so tritt erst die ganze Mannigfaltigkeit der unter dem Begriff Metamorphose zusammengefaßten, ineinandergreifenden Vorgänge heraus.

1.12.2.2.3.3.1. Bevor die Bildung der imaginalen Anhänge des **Integuments** geschildert werden kann, müssen wir die Bildung der Kutikula bei der normalen Larvenhäutung kennenlernen. Vor der Häutung tritt die Epidermis in eine Mitosenperiode ein, in deren Verlauf es zu einer Zellvermehrung oder zu einer Vergrößerung der Zell- und Kernvolumina kommt, je nachdem ob es sich um Exo- oder Endomitosen handelt (S. 223). Auch eine Differenzierung neuer Kleinorgane der Haut kann zu dieser Zeit stattfinden (S. 235). In der Regel nehmen dabei die Epidermiszellen an Höhe zu, und werden, besonders wenn ihre Zahl vergrößert wurde, zu Stelzenzellen, d.h. ihre basalen Teile werden schlank und geben Interzellularlücken frei (Fig. 135 a, b). Damit ist die Epidermis in die Periode der Kutikularbildung eingetreten. Ihre Zellen lösen sich von der alten Kutikula und scheiden in den entstehenden Spaltraum, die Exuvialhöhle, ein Sekret ab, die Exuvialflüssigkeit (Fl), die durch ihren Gehalt an Enzymen (Chitinasen und Proteinasen) befähigt ist, die alte Endokutikula von innen her aufzulösen. Die sklerotisierten Lagen und die Epikutikula der alten Kutikula, der Exuvie, widerstehen der Fermentwirkung, an den ganz unsklerotisierten Häutungsnahten (HN) bleibt nur die Epikutikula bestehen, sie bilden später als präformierte Bruchlinien die Häutungsspalten (Sp). Die «verdauten» Stoffe, bis zu 80% der Exuvie, gelangen in den Darm oder durch die Haut in die Leibeshöhle und können für den Aufbau der neuen Kutikula verwendet werden. Als erste Schicht bildet sich die Kutikulinlage der Epikutikula, wahrscheinlich unter Mitwirkung der Öozyten (Oen), die intra- oder subepidermal gelegen sein können und zyklische, mit dem Häutungsrythmus gekoppelte Veränderungen zeigen. Der Höhepunkt ihrer Tätigkeit fällt in die Zeit der Herstellung der epikutikularen Wachslage, die dafür notwendigen Stoffe werden von den Öozyten gebildet und gelangen, auf dem Umwege über die Epidermiszellen und die Porenkanäle, an die Oberfläche. Der Höhepunkt der Tätigkeit der früher als Exuvialdrüsen bezeichneten und für die Quellen der Exuvialflüssigkeit gehaltenen Hautdrüsen (HDR) liegt in der Zeit des Abstreifens der Exuvie oder noch später, das Sekret ergießt sich durch Drüsengänge über die Wachslage und erhärtet zur Zementlage (ZL). Die Lagen der Epikutikula entstehen also in der Reihenfolge von innen nach außen, während die Herstellung der Prokutikularlagen, die alsbald nach



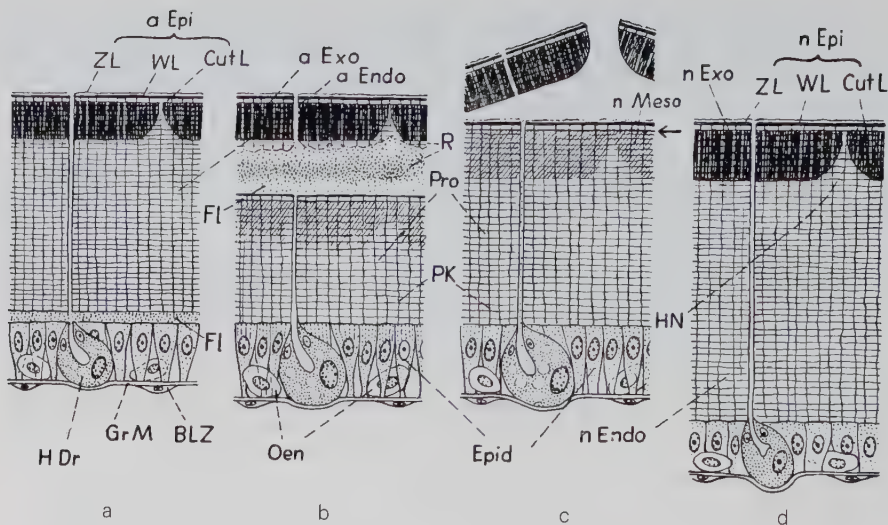


Fig. 135: Vier Phasen der Tätigkeit der Insektenhaut bei der larvalen Häutung. (Nach Angaben und Bildern von WIGGLESWORTH, KRAMER, RICHARDS u. a. entworfenes Schema). Nähere Erklärung im Text.

a = alte, BLZ = der Grundmembran angelagerte Blutzellen. CutL = Kutikulinlage, Endo = Endokutikula, Epi = Epikutikula, Epid = Epidermiszellen, Exo = Exokutikula, Fl = Exuvialflüssigkeit, GrM = Grundmembran, HDr = Hautdrüse, sog. Exuvialdrüse, HN = Häutungsnaht (präformierte Bruchlinie), Meso = Mesokutikula, n = neue, Oe = intraepidermal gelegene Önozyten, PK = Porenkanäle, Pro = Prokutikula, zum Teil in Umwandlung in Mesokutikula begriffen, Sp = Häutungsspalt in der Exuvie, WL = Wachslage, ZL = Zementlage, → Grenze zwischen Epi- und Prokutikula.

der Bildung der neuen Kutikulinlage einsetzt und nach dem Abstreifen der Exuvie meist noch weitergeht (Fig. 135 d), von außen nach innen fortschreitet. Dasselbe gilt in der Regel von beiden Wellen des Sklerotisierungsvorgangs (s. 18), doch kann in manchen Fällen (Sklerite von *Periplaneta*, Antenne von *Apis*) die Umwandlung der Pro- in Mesokutikula von außen nach innen, die Umwandlung der Meso- in Exokutikula von innen nach außen fortschreiten. Die Wachslage wird gewöhnlich erst nach dem Einsetzen des Sklerotisierungsvorgangs abgeschieden, zu einer Zeit also, da die Porenkanäle die einzige plasmatische und überhaupt gangbare Verbindung mit der Oberfläche bilden. Vollendet wird die Sklerotisierung und damit die Ausfärbung einschließlich der reinen Härtungspigmentierung (S. 26), meist erst nach dem Abstreifen der Exuvie. Danach und nach der Fertigstellung der letzten Pro-(Endo)kutikularlagen treten die Epidermiszellen wieder in Ruhe: sie werden niedriger, zeigen die Zellgrenzen weniger deutlich und bilden die basalen Interzellularlücken wieder zurück (Fig. 135 d). Die Zeitspanne von der Häutung bis zur Härtung der neuen Kutikula scheint (bei Schaben und *Calliphora*) nervös und hormonell durch das Neurohormon Bursicon gesteuert zu werden.

Die Bildung der Puppenkutikula weicht bei den Formen mit Mumien- oder Tönnchenpuppen (S. 221) und weichhäutigen Larven stark von der Larvenkutikula ab, wie Fig. 136 an *Ephesia* als Beispiel zeigt. An Stelle der schollenförmig aufgelösten Exokutikula der Raupe (a, b) tritt hier eine durchgehend gleichstarke Exokutikula, die Endokutikula wird in ihrer ganzen Dicke erst nach der Häutung abgelagert (f, g), zugleich mit der hier als Puparisierung bezeichneten Vollendung der Sklerotisierung der Exokutikula. Bei der Imaginalhäutung vollziehen sich an der Epidermis histolytische Vorgänge in größtem



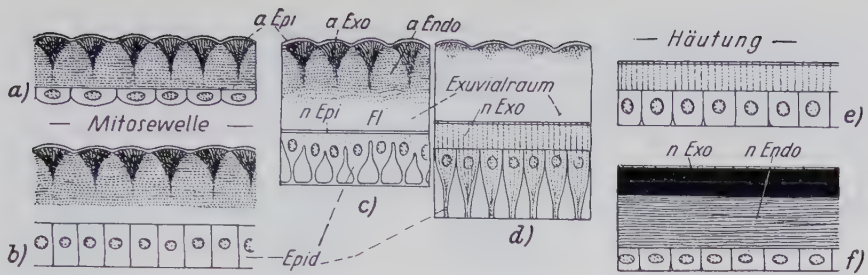


Fig. 136: 6 Phasen der Tätigkeit der Haut bei der Verpuppung von *Ephestia*. (Schema nach KÜHN).

a Haut der erwachsenen Raupe. b Abhebung der alten Kutikula, Sekretion der Exuvialflüssigkeit Fl, c Beginn, d Abschluß der Verdauung der alten Endokutikula (a Endo), Stelzenzellen, Bildung der pupalen Exokutikula (n Exo), zwischen d und e Ausschlüpfen (Häutung), e Zurückbildung der Stelzenzellen, f Sklerotisierung der pupalen Exokutikula (Puparisierung), Bildung der neuen Endokutikula (n Endo).

Ausmaße bei den neometabolen Aleurodinen und bei den extrem holometabolen Cyclorhaphen, bei welch letzteren die gesamte larvale (hochpolyploide) Epidermis von Imaginalscheiben aus durch imaginale Zellen überwuchert und gleichzeitig von innen her unter Phagozytose zerstört wird (Fig. 137 a, b). Bei den weniger extremen Neo- und Holometabolen, deren Imaginalanlagen wenigstens anfangs funktionierende Teile der larvalen Epidermis darstellen, müssen doch beim Ausstülpen und Auswachsen der versenkten Anlagen wenigstens deren Wände z. T. histolysiert werden (Fig. 132, 137 c), und auch bei Palaeo- und Heterometabolen finden Einschmelzungen von Epidermiszellen statt (S. 216). Nach der Imaginalhäutung kann die Epidermis, die nun ihre Hauptaufgabe erfüllt hat, zu einer ganz dünnen Plasmalage mit wenigen, platten Kernen und unkenntlichen Zellgrenzen werden.

Die embryonale Differenzierung der Bildungszellen der Haare wurde auf S. 196 nur erwähnt (s. Fig. 5, trZ); als Beispiel für die (grundsätzlich gleiche) postembryonale Entwicklung eines echten Haares zeigt Fig. 138 die Entwicklung einer Schmetterlingsschuppe von der aus einer Epidermiszelle hervorgegangenen Schuppenstammzelle I. Ordnung ab

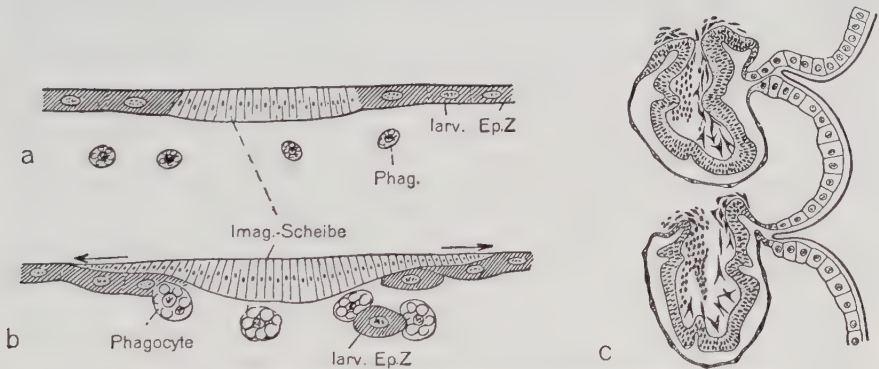


Fig. 137: a, b Schema einer abdominalen Imaginalscheibe der Epidermis einer Muscidenlarve (a) sowie der Überwucherung der larvalen Epidermis (schraffiert) und ihrer Zerstörung durch Phagozyten (Phag) (b). (Nach KOWALEVSKY). c Zwei versenkte Beinanlagen der Ameise *Formica* mit dem mesodermalen Gewebe im Inneren. (Nach PÉREZ aus HANDLIRSCH).

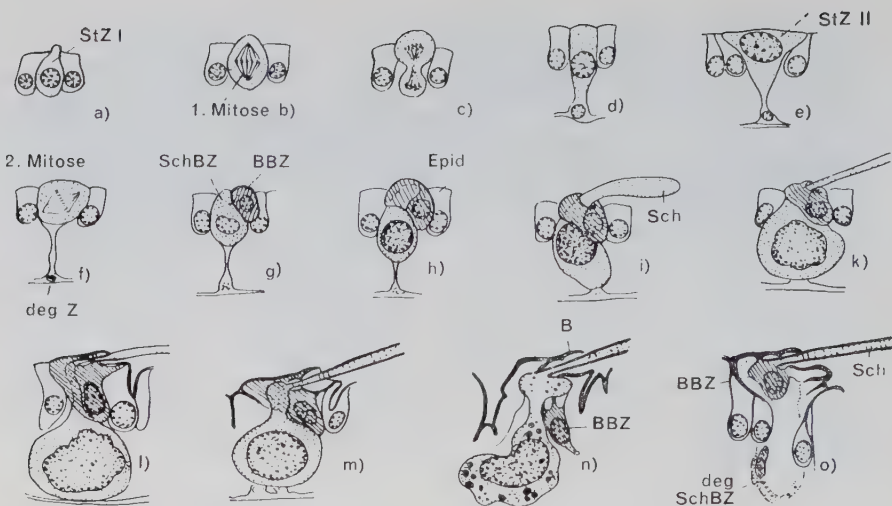


Fig. 138: Entwicklung der Flügelschuppen von *Ephestia kuehniella*, an Schnitten durch den Puppenflügel gezeigt. (Nach SROSSBERG). Erklärung s. Text.

B = Schuppenbalg, BBZ = Balgzelle (tormogene Zelle, schraffiert), degZ = degenerierende Zelle, dSchBZ = degenerierende Schuppenbildungszelle, Epid = Epidermiszelle, Sch = Schuppe, SchBZ = Schuppenbildungszelle (trichogene Zelle, punktiert), StZ I, II = Schuppenstammzelle 1. und 2. Ordnung (punktiert).

(a, StZ<sub>I</sub>). Aus ihr entsteht durch eine Mitose (b-e) die Schuppenstammzelle II. Ordnung (StZ<sub>II</sub>) und eine bald degenerierende weitere Tochterzelle (degZ). Die erstere liefert in einer zweiten Mitose (f, g) die Schuppenbildungszelle (= trichogene Zelle SchBZ) und die Balgbildungszelle (= tormogene Zelle, BBZ), welche die als plasmatischer Auswuchs der trichogenen Zelle entstehende Schuppe an der Basis, dem künftigen Stiel, umwächst (h-k). Die trichogene Zelle wird immer größer, ihr Fortsatz, die Schuppe, wird flach (k-m), die Kutikularbildung setzt ein, die Pigmente werden in der Schuppe abgelagert (n) und schließlich degeneriert die trichogene Zelle (o), die innere Öffnung des Schuppenstiels wird von der Balgzelle verschlossen, die inzwischen den Schuppenbalg gebildet hat (l-o) und erhalten bleibt. Die trichogene Zelle die anfangs stets den Hohlraum des Haars ausfüllt, schwindet auch in anderen Fällen nach Erfüllung ihrer Hauptaufgabe häufig, bleibt aber bei Drüsenhaaren und -schuppen (s. S. 82) und bei Sinneshaaren (s. S. 109) gewöhnlich erhalten.

Aus der Schilderung der Schuppenentwicklung ergibt sich, daß die der Häutung vorangehende Mitoseperiode (s. oben) durchaus nicht nur zur Vermehrung oder Vergrößerung der gewöhnlichen, indifferenten Epidermiszellen (Deckzellen) zu führen braucht. Sie kann vielmehr bei bestimmten Stadien und an bestimmten Hautstellen als eine gesetzmäßig festgelegte Abfolge differentieller Zellteilungen verlaufen und bestimmt dann nicht nur die oben am Beispiel des Schuppenapparats abgehandelte Gliederung der kleinen Hautorgane selbst, sondern auch deren Lokalisierung innerhalb des Zellmusters der Haut, d.h. also die Mustergliederung.

a) Die **Organgliederung** geschieht im Regelfall, den Fig. 139a am Beispiel einer Sinnesborste zeigt, schrittweise im Verlauf von drei aufeinanderfolgenden differentiellen Exomitosen:

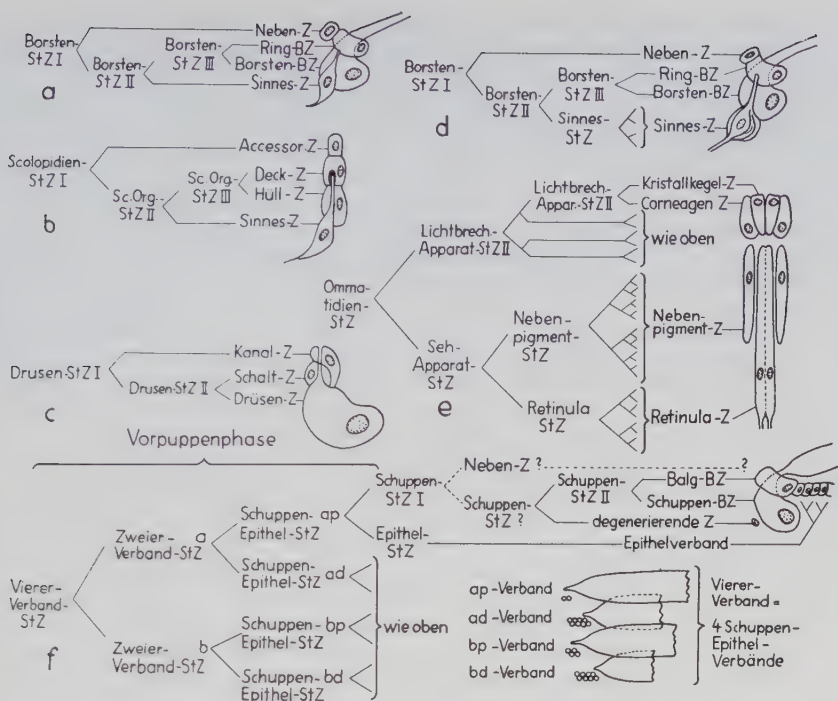


Fig. 139: Zellteilungsfolgen in der Entwicklung von Kleinorganen im Integument der Insekten. a Sinnesborste mit einer Sinneszelle. (Nach HENKE und RÖNSCH). b Skolopidium. c Versonsche Drüse. (Nach HENKE und STABENAU). d Sinnesborste mit 4 Sinneszellen. (Nach JÄGERS). e Ommatidium. (Nach BERNARD). f Schuppen-Epithel-Verbände der Schmetterlinge jeweils in Vierzahl aus einer Viererverband-Stammzelle hervorgehend. (Nach HENKE und POHLEY). Unten rechts Beispiel eines Viererverbandes mit verschiedenen der möglichen Kombinationen von Schuppengröße und Epithelzellenzahl. (Aus HENKE 1953). Näheres s. Text.

BZ = Bildungszelle, Sc. Org. = Skolopidium, StZ = Stammzelle, Z = Zelle.

Die erste, die zur Entstehung einer Borstenstammzelle II. Ordnung und einer Nebenzelle führt, scheint bei den Schmetterlingsschuppen (Fig. 139e) unterdrückt zu sein. Die zweite bringt die der Schuppenstammzelle II. Ordnung entsprechende Borstenstammzelle III. Ordnung zustande, die entweder zu einer Sinneszelle oder, mit weiteren Teilungsschritten, zu einer Anzahl (z.B. 4) von Sinneszellen wird (Fig. 139d) oder schließlich degeneriert, wie bei der Schuppe (Fig. 138e/f, degZ, 139f) und überhaupt bei den nichtinnervierten Haargebilden. Daß andere ektodermale Kleinorgane in entsprechender Weise gegliedert werden und daher, auch bei verschiedenen Ordnungen, verglichen und als bildungsgleich oder wenigstens bildungsähnlich bezeichnet werden können, zeigt Fig. 139b, c, e für die Skolopidien, die mehrzelligen Hautdrüsenelemente und die Ommatidien des Komplexauges.

b) Die **Mustergliederung** kann in der Jugendentwicklung auf zweierlei Art geschehen:

α) Als Fortbildung eines schon von der Keimesentwicklung her vorgegebenen Ausgangsmusters, wobei die bereits vorhandenen Spezialbildungen einen Ein-



fluß auf die Entstehung weiterer, gleichartiger Elemente ausüben können. Beispiel: die im Zuge der Larvenhäutungen erfolgende, bei *Rhodnius* näher untersuchte Borstenvermehrung.

β) Als früher oder später eintretende Neugliederung eines noch in post-embryonaler Zeit einheitlichen Epidermisbezirks. Hier bestehen wieder mehrere Möglichkeiten:

1. Die Potenz zur Bildung spezialisierter Musterelemente wird von vornherein und endgültig bestimmten, zwischen indifferent bleibenden Zellen der Anlage eingesprengten Zellen zugereilt. Diese Möglichkeit ist vielleicht bei den Simultanrhythmen unter den Farbenmustern (S. 36) verwirklicht.

2. Die Potenz zur Bildung spezialisierter Musterelemente kommt primär allen Zellen der Anlage gleichermaßen zu, das Muster wird erst durch differentielle Zellteilungen geschaffen. Das am besten durchgearbeitete Beispiel für dieses Verhalten ist das Schuppenmuster des Schmetterlingsflügels (Vorderflügel von *Ephestia*). Die Mustergliederung erfolgt hier während der Mitoseperioden der Vorpuppenphase und des Puppenstadiums, also in zwei zeitlich auseinanderliegenden Mitosefolgen (Fig. 139f):

In der ersten Periode werden aus den indifferenten larvalen Epidermiszellen, wahrscheinlich durch eine nicht differentielle Mitose, Viererverband-Stammzellen, die in drei Exomitoseschritten je vier Zweiergruppen von Zellen ergeben, jede eine Schuppen-Stammzelle I. Ordnung und eine Epithel-Stammzelle umfassend. In der Puppenzeit, also während der zweiten Mitoseperiode, laufen dann an den Schuppen-StZ I. Ordnung die beiden oben geschilderten schuppenorgangliedernden Mitosen ab, während sich aus der Epithel-StZ ebenfalls im Verlauf eines, zweier oder dreier Exomitoseschritte die indifferenten Epidermis-(Grundepithel-)zellen herausbilden, die mit der Schuppe zusammen einen Schuppen-Epithel-Verband darstellen. Die unterschiedliche Zahl der Exomitosen, die zur Bildung einer verschiedenen Zahl von Grundepithelzellen führen (Fig. 139, rechts unten), hängt mit der innerhalb der Viererverbände gesetzsmäßig verschiedenen Schuppengröße zusammen und zeigt, daß schon die ersten drei Schritte der ganzen Mitosenabfolge differentielle Zellteilungen sein müssen: Aus der Viererverbands-StZ werden (1. Schritt) zwei Zweierverbands-StZ a und b, aus diesen (2. Schritt) werden je zwei Schuppen-Epithel-StZ ap, ad und bp, bd, deren verschiedene Bezeichnung sich dadurch rechtfertigt, daß jede von ihnen (3. Schritt) einen Schuppen-Epithel-Verband mit verschiedener Schuppengröße und Epithelzellenzahl liefert. Die Schuppengröße wird durch Endomitosen erhöht, die in der Schuppenbildungszelle ablaufen. Die Summe der Zahl dieser Endomitoseschritte und der Exomitoseschritte, die die Epithelzellen-Zahl bestimmen, ist konstant, als Ausdruck eines Kompensationsphänomens, das sich in der wechselnden Verteilung eines konstanten Mitosefaktors beim dritten Schritt der Mitosenabfolge äußert. Die als Derivate einer Zelle entstandenen Viererverbände enthalten regelmäßig vier durch ungleiche Schuppengröße und Epithelzellen-Zahl unterschiedene, in der Richtung der Musterachse etwas gegeneinander versetzte Schuppen-Epithel-Verbände. Die Musterachse, gleichlaufend mit der Längsachse des Flügels und der Schuppen, wird bestimmt durch die Einstellung der Teilungsspindeln der Mitosen. Das ganze Schuppen-Grundepithel-Muster setzt sich mosaikartig aus den Viererverbänden zusammen.

In grundsätzlich gleicher Weise kommt offenbar die Mustergliederung auch bei der Lokalisierung anderer Kleinorgane der Haut zustande (Fig. 139a-d). Das hochorganisierte Komplexauge, (Beispiel: Schmetterlinge, Fig. 139e), bei dem die Stammzellen völlig in der Bildung je eines spezialisierten Kleinorgans, des Ommatidiums, aufgehen, stellt wohl nur einen extremen Fall dar, durch fortbestehende Zwischenglieder (Auftreten indifferenter Zellen in primitiveren Komplexaugen) mit den ursprünglichen Gliederungsformen verbunden.

3. Erschließen vergleichende Betrachtungen dieser Art eine weite, die Grenzen zwischen den Insektenordnungen überschreitende Verbreitung des für das Schuppen-Grundepithelmuster gültigen Entwicklungsmodus, so enthüllt ein tieferes Eindringen gerade in das



Entwicklungsgeschehen am Schmetterlingsflügel enge Beziehungen zwischen Schuppen- und Farb-Mustergliederung: Das singulare Feldgliederungsmuster des Vorderflügels von *Ephestia* z.B. beruht allein auf unterschiedlichen Farbtypen von Schuppen mit den beiden höchsten Polyploidiestufen. Die kleinen Schuppen der Viererverbände, die Tiefenschuppen (Fig. 10a), bleiben fahl und werden von den großen Schuppen bedeckt. Auf dem größeren Teil des Hinterflügels bleiben die Schuppen überhaupt klein und fahl, nur am Flügelrand erreichen sie höhere Polyploidiestufen und sind dementsprechend dunkel. Der Unterschied ergibt sich aus einer regional verschiedenen Verlaufsweise der differentiellen Zellteilungen in der Vorpuppenphase, wird also schon lange vor der Determination des Vorderflügelusters (S. 247) bestimmt und wirkt sich, dank der unterschiedlichen Ausdehnung der entstehenden Schuppen-Epithel-Verbände, auch auf die Wachstumsordnung und damit auf die vom Vorderflügel verschiedene Form des Hinterflügels aus. Trotzdem verläuft der Determinationsstrom, der beim Vorderflügel die verschiedenen Farbtypen der großen Schuppen bestimmt und damit das Farbmuster gliedert (S. 247, Fig. 144), in beiden Flügeln grundsätzlich gleich, von einem Zentrum aus über die Flügelfläche fortschreitend.

Sein Verhältnis zu der Folge differentieller Zellteilungen, die das Schuppen-Grundepithel-Muster hervorruft, bleibt noch zu klären, und es wird sich dabei möglicherweise herausstellen, daß die verschiedenen Modi der Mustergliederung überhaupt nur Varianten eines Grundverhaltens sind, zustande gekommen durch Verschiebung der Determination der Mustergliederung in der Zeit, vielfältig ineinanderspielend und nicht immer scharf voneinander abgrenzbar. Geht man von dieser Vorstellung aus, so erscheint z.B. das Komplexauge als ein Grenzfall, bei dem es typischenfalls auf keinem der beiden möglichen unter (1) und (2) genannten Wege zur Bildung indifferenten Zellen kommt und bei dem zudem die Ommatidien streng zellkonstant sind. Es ist damit zu rechnen, daß in anderen, äußerlich ähnlichen Fällen das unter (1) genannte Prinzip gilt, daß es dabei aber auch zu einer nachträglichen Abgliederung indifferenten Zellen kommen kann, daß ferner rhythmische Muster auch durch differentielle Zellteilungen geschaffen werden können und daß endlich die Mustergliederung durch differentielle Zellteilungen Nachbarschaftswirkungen nicht ausschließt. Wie in der Embryonalentwicklung, so dürften auch bei der postembryonalen Mustergliederung alle Übergänge und Mischformen zwischen Mosaik- und Induktionsentwicklung auftreten.

1.12.2.2.3.3.2. Während der **Flügelentwicklung** zeigen die beiden an ihrer Bildung beteiligten Epidermisschichten eine bei den Holometabolen auf die Vorpuppenphase und das Puppenstadium konzentrierte und daher besonders starke Zellvermehrung durch Mitosen (Fig. 140a, b, f, s. S.231, 234 ). Die weitere Entwicklung ist bei den verschiedenen Ordnungen in den Einzelheiten, namentlich denen des zeitlichen Ablaufs, ungleich, als Beispiel zeigt Fig. 140 das Verhalten eines primitiven Holometabolen: Die Epidermiszellen werden hoch und stehen zunächst dicht gedrängt (a, b), die beiden Grundmembranen verschmelzen miteinander zu einer Mittellamelle (ML), doch wird dabei durch einen komplizierten rhythmischen Flächengliederungsvorgang (S. 236, 247) ein Muster von Lakunen ausgespart, von blutführenden Hohlräumen, die die Verbindung mit der Leibeshöhle aufrechterhalten. Im Verlauf der nun folgenden Streckung (b, c) rücken die Epidermiszellen auseinander und werden immer deutlicher zu Stelzenzellen, die bei der anschließenden Faltenbildung (d, e) immer höher und an ihren Basalteilen fibrillenförmig werden, aber die Verbindung mit der Mittellamelle auch nach der Bildung der pupalen Kutikula (e, p Cut) und der Puppenhäutung (e-f) nicht aufgeben. Die bei dieser Häutung (Verpuppung) erfolgende Aufblähung der Flügelanlage führt zu einer starken Dehnung der Basalteile der Epidermiszellen, die sich zwischen den mächtig erweiterten Lakunen zusammendrängen (f). Von der Flügelbasis her wachsen nun (bei den Schmetterlingen in drei dem Flügel-

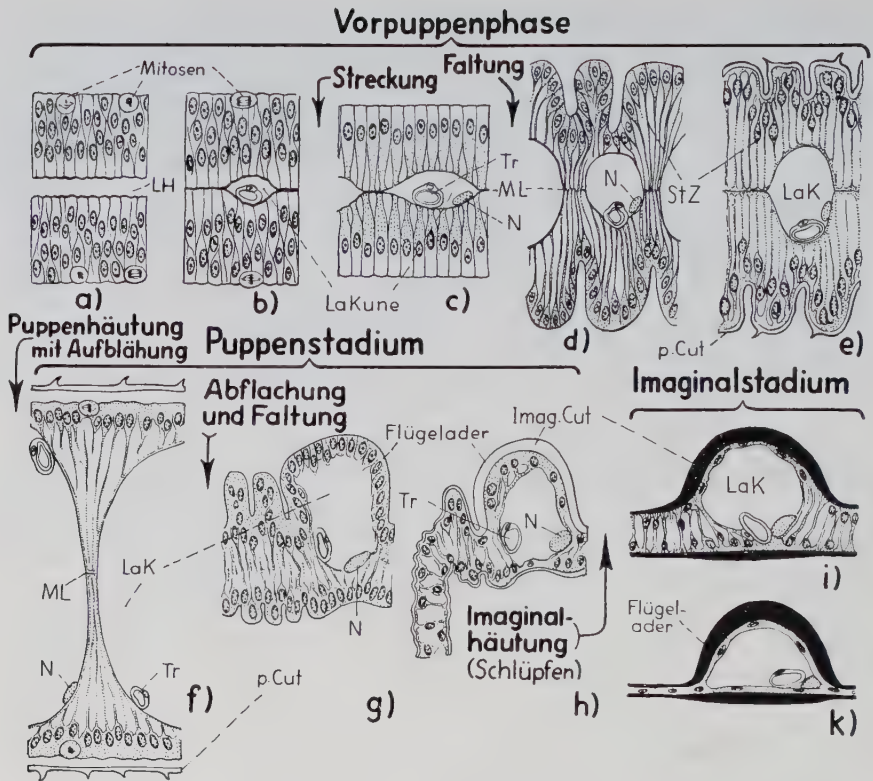


Fig. 140: Zehn Phasen der Flügelentwicklung, an quer zur Flügelachse gelegten Schnitten durch a-e präpupale und f-h pupale Anlagen und i-k durch den imaginalen Flügel von *Myrmeleon* (Planipennia). (Nach SUNDERMEIER schematisiert).

Imag Cut = imaginale Kutikula, Lak = Lakune, LH = Leibeshöhle, ML = Mittellamelle, N = Nerv, p Cut = pupale Kutikula, StZ = Stelenzellen, Tr = Trachee.

wachstum folgenden Schüben) in das Lakunensystem hinein und von ihm in ihrem Verlauf beeinflusst Tracheen (Tr), die ein Verzweigungsmuster bilden. Die Flügelnerven (N) entstehen als Konfluenzmuster, indem die Nervenfortsätze der inzwischen gebildeten Sinneszellen, den Tracheen folgend, von der Peripherie nach der Flügelbasis auswachsen. Der Aufblähung folgt, durch Mitosen hervorgerufen, ein starkes Wachstum der Flügelanlage, die zu einer immer stärkeren Faltung der beiden Flügellamellen (g) und der ganzen Flügelfläche (h) führt. Dabei verkürzen sich die Epidermiszellen wieder und rücken auseinander, die Flügelanlage wird wesentlich flacher und die Lakunen werden auf die Randbezirke und auf die Stellen beschränkt, wo später die großen Flügelladern auftreten. Die Mittellamelle wird immer undeutlicher, die Epidermiszellen ziehen sich schon zu der Zeit, da die imaginale Kutikula (Imag Cut) angelegt wird, als einzelne Stränge von einer Plasmalage zur anderen und beginnen tonofibrillenähnliche Differenzierungen auszubilden (g-i), die Zellgrenzen schwinden. Bei den Schmetterlingen wächst um diese Zeit ein sekundäres Flügeltracheensystem (S. 246), dem Nervenmuster folgend, von der Basis her in die Flügel hinein, das primäre System wird hier rückgebildet. Nach der Imaginalhäutung wird der Flügel durch Einpressen von Blut in die Lakunen und vielfach auch in die Interzellularräume der übrigen Flügelfläche gestreckt, die Falten werden ausgeglichen, die Kutikula, die vorher

schon an den Adern bedeutende Dicke erreicht hat und überall durch eine bestimmte Orientierung der Chitinmicellen besonders große Zähigkeit gewonnen hat, wird vollends sklerotisiert. Die Epidermiszellen verkürzen sich (i, k) und bilden entweder zwei flache synzytiale Lagen mit einem Spaltraum dazwischen oder, im Sinne von Fig. 140i-k, eine Lage mit spärlichen Kernen, die nur in den Flügeladern Lakunen mit Tracheen und Nerven enthält. Zwischen den meist pigmentierten Adern bleiben die Kutikularschichten in der Regel sehr dünn (Ausnahmen Tegmina, Elytren und Hemielytren) und meist glasklar, bei manchen Formen schwinden hier die Epidermiszellen ganz, und die beiden Kutikularlamellen verkleben miteinander.

1.12.2.2.3.3.3. Die **Muskulatur** erfährt während der Verwandlung auch bei den Hemimetabolen, wenigstens soweit sie als Imagines geflügelt sind, verhältnismäßig bedeutende Abänderungen. Bei primitiven Hemimetabolen werden die meisten larvalen Muskeln unverändert von der Imago übernommen und behalten auch während des größten Teils der Häutungsperiode ihre Funktionsfähigkeit, da die Ablösung der Epidermis von der neuen Kutikula an den Muskelansätzen später erfolgt als an anderen Stellen: die tonofibrillären Faserkegel (S. 46) widerstehen zunächst der verdauenden Wirkung der Exuvialflüssigkeit. Die Flugmuskeln werden zwar während der Larvenzeit allmählich durch Verstärkung vorhandener Muskeln aufgebaut, bleiben jedoch als atypische Muskeln durch andersartige Färbbarkeit kenntlich, bis sie histologisch ausdifferenziert und damit funktionsfähig sind. Bei abgeleiteten Hemimetabolen kommt es während der Larvenzeit, besonders gegen Ende derselben, zu tiefergehenden Abänderungen der Muskulatur, die sich nicht nur an den Flugmuskeln abspielen, sondern auch, bei der Aufgliederung der Beine z.B. (Fig. 132a), andere Muskeln betreffen und Neubildungen aus Myoblasten, Verlagerung, Zerlegung und Abbau von Muskelzügen herbeiführen können. Besonders gilt das von den Neometabolen und ihnen nahestehenden Formen, wie z.B. den Psyllinen. Grundsätzlich die gleichen Prozesse spielen sich bei den Holometabolen ab. Auch hier gibt es Muskeln, die unverändert von der Larve auf die Imago übergehen, wie z.B. die abdominalen Längsmuskeln, denen die Schmetterlingspuppe die Beweglichkeit ihres Hinterleibes verdankt. Außerdem gibt es Transformationsmuskeln, die unter Kernverlagerung, Kernteilung (offenbar somatische Reduktion) und Auflösung der Myofibrillen zunächst histologisch entdifferenziert, dann vielfach durch hinzutretende Myoblasten verstärkt und schließlich unter Neu-aufbau der Fibrillen und Neuordnung der Kerne wieder histologisch differenziert werden (Fig. 141). Ferner gibt es larveneigene Muskeln, die durch Lyozytose oder Phagozytose vollkommen abgebaut, und endlich imagoeigene Muskeln, die vollkommen neu aufgebaut werden. Zu den letzteren gehören natürlich alle Beinmuskeln bei Formen mit beinlosen Larven. Bei diesen werden unter den Imaginalscheiben der Beine von vornherein mesodermale Platten angelegt, die die Myoblasten der Beinmuskeln liefern (Fig. 137c).

1.12.2.2.3.3.4. Zwar kann der **Darm** im Zusammenhang mit der oft sehr verschiedenen Ernährungsweise der Stadien tiefgreifende Umwandlungen durchmachen, doch spielt dabei die Phagozytose niemals eine bedeutende Rolle; denn wenigstens beim Mitteldarm werden dem Untergang verfallene Zellen regelmäßig in die Darmhöhle abgestoßen und hier verdaut, ein Vorgang, der bei Hemi- und Holometabolen auch einfach im Verlauf der Sekretionstätigkeit eintreten kann, meist als holokrine Abstoßung einzelner Zellen (S. 95), seltener, nämlich nur bei den Imagines einiger Käfer (Hydrophiliden-, Coccinellidenarten) als wiederholte Abhebung und Auflösung des ganzen Mitteldarmepithels. Bei manchen Hemimetabolen und gewissen Holometabolenlarven konzentriert sich lediglich die Erneuerung einzelner Zellen auf die Zeit der Häutungen, bei anderen findet regelmäßig bei jeder Larvenhäutung (viele Schmetterlinge und andere Holometabole), bei jeder Häutung überhaupt (Collembolen, Schaben, Termiten) oder bei der Imaginalhäutung allein (Odonaten) eine Abstoßung des ganzen Mitteldarmepithels statt. Eine scharfe Grenze zwischen den Kreisprozessen der Verdauungstätigkeit und dem Entwicklungsgeschehen der «Darmhäutungen» läßt sich dabei ebenso wenig ziehen wie bei der Erneuerung der abgestoßenen Zellen oder Epithelien. Sie geht in jedem Fall von Regenerationszellen aus, die, einzeln oder in Nestern bzw. Krypten gelegen (S. 96), in der Regel darmeigene Primordialzellen,



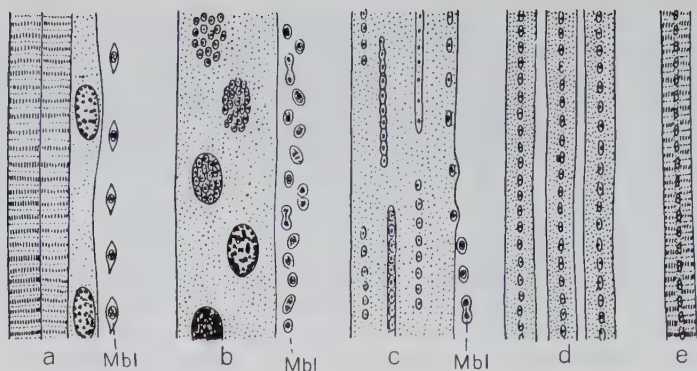


Fig. 141: Umbildung eines larvalen Muskels von *Calliphora* in einen imaginalen. Transformation und Größenzunahme. (Schematisiert nach PÉREZ).

a Larvaler Muskel mit peripheren großen Kernen und sich anlagernden Myoblasten (Mbl), b larvaler Muskel, entdifferenziert, Kerne in Vielteilung, Myoblasten in mitotischer Teilung, c imaginale Muskelkerne, entstehen teilweise durch weiteren Zerfall der in die Länge gestreckten larvalen Kerne, teilweise aus den Kernen der mit der larvalen Faser verschmolzenen Myoblasten. d Die imaginalen Muskelfasern gliedern sich mit zentralen Kernreihen ab und e differenzieren die quergestreiften Myofibrillen.

in gewissen Fällen aber vielleicht eingewanderte Blutzellen darstellen. Bei allen Holometabolen setzt die Metamorphose des Darms schon vor oder während der Puppenhäutung mit einer Abstoßung des ganzen larvalen Mitteldarmepithels ein. Bei manchen Formen, z. B. bei *Tineola*, *Apis* und einigen Käfern, wird es durch ein vollständiges Puppenepithel ersetzt und verdaut, das seinerseits wieder vor der Imaginalhäutung durch das definitive Imaginal-epithel verdrängt wird. Bei *Dytiscus* wird das Puppenepithel in zwei rasch aufeinander folgenden Schüben hergestellt, desgleichen bei der Geometride *Ptychopoda*, bei der aber der eine Schub nur ein unvollständiges, lückenhaftes (abortives) Epithel ergibt. Bei *Sitophilus* kommt zu einem vollständigen und einem ganz rudimentären Schub ein atypisches ektodermales, auch bei anderen Käfern nachgewiesenes Puppenepithel, bei *Bombyx*, *Formica*, der Trichoptere *Anabolia* und den Musciden wird überhaupt nur ein unvollständiges, mehr oder weniger abortives Puppenepithel gebildet, und bei vielen Schmetterlingen, z. B. bei *Ephestia*, *Hyponomeuta* und *Pieris*, bei gewissen Dipteren, z. B. *Drosophila* und *Culex*, und Hymenopteren ist das Puppenepithel vollkommen unterdrückt, auf das Larvalepithel folgt hier sofort das bleibende Imaginalepithel. In den meisten dieser Fälle geht die Herstellung der vollständigen oder unvollständigen Epithelien in der gewöhnlichen Weise vor sich, der eine Schub des Puppenepithels von *Dytiscus* jedoch entsteht vom Vorderende des Mitteldarms aus, das atypische Puppenepithel von *Sitophilus* und anderen Käfern von einem ektodermalen Imaginalring aus (s. unten). Vorder- und Hinterdarmepithel wachsen bei den Hemimetabolen und vielen Holometabolen (Coleopteren) in ähnlicher Weise wie die Epidermis, d. h. ihre larvalen Zellen gehen nach somatischer Reduktion (*Culex*, s. S. 224) oder mitotischer Teilung auf die Imago über, oder sie werden wie Epidermiszellen (Fig. 137a, b) histolysiert bzw. in die Darmhöhle abgestoßen und von den Imaginalringen aus erneuert, die in der Gegend der Valvula cardiaca und pylorica gelegen sind. Auch in der Aftergegend können Imaginalzellen für die Histogenese des Rectums bereitstehen (Diptera, Fig. 142, IAR). Der Darm wird bis zur Vollendung der Histogenese seines Epithels durch die larvale Peritonealhülle zusammengehalten, die später erneuert werden kann; die **Malpighigefäße** werden häufig von der Imago unverändert übernommen oder aber zerstört und, zuweilen an etwas anderer Stelle (Hymenopteren), von Imaginalanlagen aus neu aufgebaut. Der Durchbruch der Darmhöhle vom Mittel- zum Hinterdarm,



der gewöhnlich schon embryonal erfolgt, findet bei den apocriten Hymenopteren, den Planipenniern und manchen Dipteren erst am Ende der Larvenzeit statt. Bei den Apocriten (*Apis*) wird dann nach Abgabe des Kots der Mitteldarm bis zum Schlüpfen beiderseits verschlossen, bei den Planipenniern (*Chrysopa*, *Myrmeleon*), deren Enddarm (Malpighi-gefäße) als Spinnapparat dient, wird der im Mitteldarm angehäuften Kot erst beim Schlüpfen ausgestoßen.

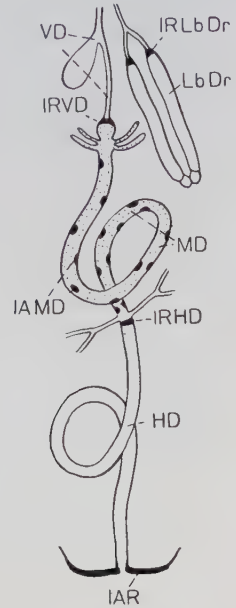


Fig. 142: Schema des Darms (VD = Vorderdarm, MD = Mitteldarm, HD = Hinterdarm) und der Labialdrüsen (LbDr) einer Muscidenlarve mit den **Imaginalanlagen** (IA) und **Imaginalringen** (IR) der einzelnen Teile (schwarz) IAR = Imaginalanlage des Rectums. (Nach KOWALEVSKY).

1.12.2.2.3.3.5. Einschneidende Umänderungen spielen sich während der Ausbildung der imaginalen **Sinnesorgane** an der Epidermis ab, aus deren indifferenten Zellen sich Sinneszellen herausbilden können, die im Verlauf ihrer Differenzierung Neurite zentralwärts treiben (S. 104). Bei der Weiterbildung der embryonal angelegten larvalen Komplexaugen der Hemimetabolen gehen Wachstum durch Zellvergrößerung an den bereits differenzierten Ommatidien und Herausbildung neuer Ommatidien aus einer meist dorsal gelegenen Randzone von Epidermiszellen nebeneinander her. Bei den Holometabolen werden vor der Verpuppung die larvalen Stemmata rückgebildet, auch bei den Mecopteren, bei denen sie komplexaugenähnlich sind, und die imaginalen Augen, die entweder gleichzeitig als Epidermiseinstülpungen angelegt werden (Beispiel: *Ephesia*) oder schon bei der Junglarve als Imaginalscheiben angelegt waren und ihre Differenzierung z.T. schon während der Larvenzeit durchgemacht hatten (Beispiel: *Drosophila*), werden jedenfalls während der Puppenzeit im Verlauf der für die Augenentwicklung überhaupt typischen Folge von differentiellen Zellteilungen ausdifferenziert (S. 236, Fig. 73c, 139e). Zwischen den beiden durch *Ephesia* und *Drosophila* repräsentierten Extremen gibt es zahlreiche Übergänge, sehr selten sind dagegen Übergänge zwischen dem Entwicklungsmodus von *Drosophila* und dem der Hemimetabolen: nur bei manchen Nematoceren hat schon die Larve, allerdings neben Stemmata, funktionsfähige Komplexaugen, die allmählich an Größe zunehmen. Die zugehörigen larvalen Zentren der Lobi optici (eine der Medullen fehlt) bleiben aber, im Gegensatz zu den typischen Hemimetabolen, nicht bestehen, die imaginalen optischen Zentren entstehen vielmehr, wie bei allen anderen Holometabolen, als Neubildungen aus Imaginalanlagen. Entsprechende Umgliederungen des zentralen oder peripheren **Nervensystems** findet man während der Metamorphose bei Formen mit imagoeigenen Komplex-

oder atypischen Einzelaugen (Aleurodinen, Coccinen) oder Tympanalorganen (Saltatorien) auch unter den Hemimetabolen, bei denen sonst von einer Metamorphose des Nervensystems kaum die Rede sein kann. Bei den Holometabolen beginnt dessen Entwicklung in der gleichen Weise wie bei jenen: Die embryonalen Neuroblasten liefern durch inäquale Teilungen zahlreiche Gangliennutterzellen, aus denen durch äquale Teilung je zwei Ganglienzellen entstehen. So bildet sich z.B. bei *Ephestia* schon während der Keimesentwicklung das vollständige Larvengehirn, dessen Wachstum seiner während der Larvenstadien gleichbleibenden Leistung entsprechend, negativ allometrisch schwach ist und fast allein auf der Bereitstellung teilungsfähiger Zellen für die Histogenese des imaginalen Gehirns beruht. Sind diese Vorgänge abgeschlossen, dann degenerieren die Neuroblasten. Die larvalen Ganglienzellen teilen sich kaum, wie wohl überhaupt funktionsfähige Ganglienzellen die Teilungsfähigkeit verlieren, obwohl sie anscheinend nie polyploid werden. Die bei Holometabolen nicht auf die Neubildung der Sehzentren und -bahnen beschränkten, sondern in verschiedenem Grad auch auf die Pilzkörper, den Zentralkörper usw. ausgedehnten, entsprechend der gesteigerten Gehirnleistungen der Imago mit einer verstärkten Differenzierung einhergehenden Metamorphoseänderungen werden von einer mehr oder weniger ausgedehnten Histolyse larvaler Nervenlemente begleitet. Umgliederungen auch der Bauchganglienketten sind bei Holometabolen nicht selten, häufig (*Apis*) ist das Bauchmark der Imago stärker konzentriert (durch Annäherung und Verschmelzung einiger oder vieler Ganglienpaare), seltener das der Larve (viele Dipteren).

1.12.2.2.3.3.6. Am larvalen **Tracheensystem** kommen Umbildungen schon bei Hemimetabolen vor, teils im Zusammenhang mit dem Übergang vom Wasser- zum Landleben (Ephemeropteren, Odonaten, Plekopteren s. S. 309 ff.), teils im Verlauf von Umgliederungen des Körpers z.B. bei Allometabolen; vor allem aber bei Holometabolen, wo Teile der Matrix durch Phagozytose histolysiert und von Imaginalanlagen aus ersetzt werden, die an den Haupttracheenstämmen verteilt sind. Bei den Schmetterlingen (*Philosamia*, *Ephestia*) wird das in der Vorpuppenphase in drei Schüben fertiggestellte (primäre) Tracheensystem der Flügelanlagen während der Puppenzeit abgebaut und von flügelbasal gelegenen Imaginalanlagen her durch ein imaginales (sekundäres) System ersetzt, dem die Mediatrixtrachee fehlt (s. S. 392). Von den in die Flügelakunen hineinwachsenden Haupttracheen aus führen die Tracheenendzellen weite Wanderungen durch und rollen dabei die neugebildeten feinen Tracheenzweige hinter sich ab. Von anderen Holometabolen ist bislang nichts Ähnliches bekanntgeworden, dagegen kommt es vielfach vor, daß Stigmen im Verlauf der Metamorphose schwinden oder verschlossen oder aus verschlossenen Stigmennarben in offene Stigmen verwandelt oder schließlich verlagert werden (Fig. 143).

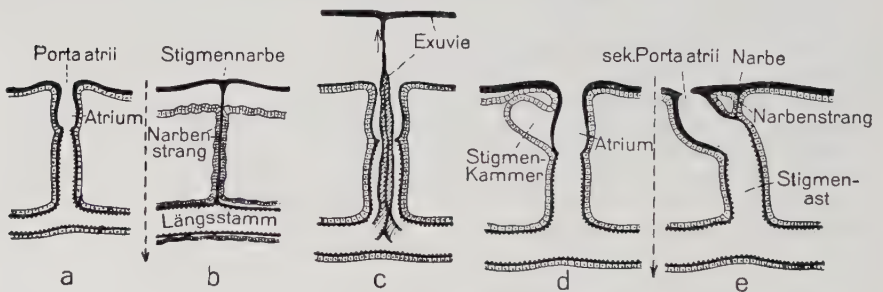


Fig. 143: Verschuß (a-b), Wiedereröffnung (c) und scheinbare Verlagerung (d-e) eines Stigmas während der postembryonalen Entwicklung. d-e zeigt die Ausbildung einer Stigmenkammer als Ausstülpung des Vorhofs (Atriums) und ihren Durchbruch zur Oberfläche als sekundäre Porta atrii (s. Vorhofspforte). Gestrichelte Pfeile zeigen eine Häutung an, in c findet gerade eine Häutung statt. Schema, kombiniert nach den bei Dipteren vorkommenden Vorgängen.

1.12.2.2.3.3.7. Das **Rückengefäß** macht in der Regel nur geringfügige Wandlungen durch, die ohne tiefgreifende histolytische Prozesse abgehen; das **Blut** kann, parallel zu den Häutungsvorgängen, mitotische Vermehrung der Haemozyten zeigen und außerdem Haemozytennachschieb aus Blutbildungsherden bekommen, die z.B. bei den Raupen paarig im Meso- und Metathorax gelegen sind, sich bei der Puppe besonders stark betätigen und schließlich, noch vor der Imaginalhäutung, schwinden. Durch Phagozytose, durch Bildung von Enzymen und durch Stofftransport greift das Blut tätig in die Metamorphose ein. Die transportierten Stoffe, das Rohmaterial für den Neuaufbau, die Histogenese imaginaler Organe, stammen z.T. aus den histolysierten Geweben, z.T. sind es die im Fettkörper gespeicherten Reservestoffe, die nun mobilisiert werden. Primär bleiben dabei die Fettzellen als solche erhalten und nur ihre Inhaltsstoffe werden abgegeben, doch gibt es bei den Holometabolen (Hymenoptera, Diptera) zahlreiche Beispiele dafür, daß die Fettzellen, mindestens zum größeren Teil, während der Puppenzeit durch Phagozytose, Lyozytose oder Autolyse zerstört, daß ihre Bestandteile durch Phagozyten abtransportiert und neuer Verwendung zugeführt werden. Für *Calliphora* wird angegeben, daß die Fettzellen in der Puppe ein Synzytium bilden, dabei die Substanz der in Auflösung begriffenen Gewebe aufnehmen, in Form von Granula verarbeiten und sie schließlich unter Neubildung der Zellgrenzen an die in Histogenese begriffenen Teile der Puppe abgeben. Änderungen der Kerngrößen vollziehen sich dabei, wie vielfach auch anderwärts. Der imaginale Fettkörper, der die Reservestoffe für die Bildung der Geschlechtsprodukte liefert und daher beim ♀ umfangreicher zu sein pflegt als beim ♂, bildet sich entweder, unter Umwandlung der Eizweißkörper in Fett, aus den übrigbleibenden larvalen Fettzellen oder neu von mesodermalen Elementen aus. Auch die **Önozyten** werden entweder abgebaut und neugebildet (Lepidoptera) oder von der Larve her übernommen (*Apis*, *Dytiscus*), wobei sie während der Puppenzeit zuweilen frei in der Leibeshöhle treiben (s. auch S. 165). Endokrines System s. S. 132ff. und 249ff.

1.12.2.2.3.3.8. Die **Gonaden** entwickeln sich rein progressiv während der Larvenzeit, verbinden sich gegen Ende derselben mit den unterdessen allmählich oder im Verlauf einer Häutungsperiode (Paurometabola, Neo-, Holometabola) gebildeten ektodermalen Teilen der Geschlechtswege und reifen noch während der Jugendentwicklung oder später (s. S. 261) aus. Genitalanhänge s. S. 216, 217.

1.12.2.2.3.4. Die **postembryonale Herstellung komplexer Konstruktionen**, vom funktionsfähigen und auf bestimmte Leistungen baulich abgestimmten Organ, Organkomplex, Körperanhang oder -abschnitt bis zum ganzen, lebens- und fortpflanzungsfähigen Organismus vollzieht sich in mehr oder weniger zahlreichen Etappen der Differenzierung einheitlicher und des Zusammentretens heterogener Bauelemente. Differenzierung und Zusammenschluß fallen unter den (weit gefaßten) Begriff der Histogenese, ein weiterer, dritter Vorgang, die Beseitigung überflüssig gewordener Bauelemente, bedeutet nichts anderes als Histolyse. Ein besonders gut durchgearbeitetes und übersichtliches Beispiel für das Zusammenwirken aller drei Vorgänge bildet die Entwicklung des Flügels und seiner Muster, von der bereits auf S. 233f. und S. 237 die Rede war. Ein Hinweis auf diese Ausführungen mag hier genügen, da sie unten noch ergänzt werden sollen (S. 246, 259) und da auf das Problem der harmonischen Gesamtentwicklung nach der Besprechung der Entwicklungsbedingungen nochmals eingegangen werden muß (S. 257).

1.12.2.2.3.5. Ein **Vergleich zwischen der Jugend- und der Keimesentwicklung** zeigt, daß bei der letzteren die Histolyse nur eine sehr geringe Rolle spielt, da nur wenige embryoeigene Bildungen (Serosa, Dotterzellen, Pleuropodien) zu beseitigen sind. In dieser Hinsicht gleicht die Keimesentwicklung der Hemimetabolie. Beide unterscheiden sich dadurch voneinander, daß die Keimesentwicklung nicht von einem bereits mannigfach differenzierten und funktionsfähigen Stadium ausgeht,



sondern daß in ihrem Verlauf sämtliche Organe aus undifferenzierten Anlagen erst aufgebaut werden müssen und daß sie erst mit dem Abschluß der histologischen Differenzierung, kurz vor dem Übergang zur freien Lebensweise, funktionstüchtig werden. Diese Form der Entwicklung ist nur dadurch möglich, daß die Organe vorher gar nicht funktionstüchtig zu sein brauchen: Der von der Eischale umschlossene Keim ist ein relativ geschlossenes System, von der Umgebung nur bezüglich seines Stoffwechsels abhängig und dementsprechend konstruktionsarm. Das heißt:

Stoffwechselleistungen sind im wesentlichen Leistungen der Zelle, sie können und müssen von ihr auch vollbracht werden, solange sie nicht differenziert ist. Die Konstruktionen, d.h. die differenzierten, auf spezielle Leistungen in bestimmter Umgebung, auf gerichtete Fortbewegung, auf Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme und -verarbeitung usw., kurz auf das ganze artgemäße Funktionsgetriebe abgestimmten, dafür «konstruierten» Organe, Organsysteme und Körperteile, brauchen erst mit dem Auskriechen leistungsfähig zu sein und können daher beim Keim ohne Rücksicht auf Leistung, ohne Umkonstruktion aufgebaut werden, während bei der freilebenden Larve jeder Neubau und jeder Umbau auf die bereits vorhandenen komplexen Konstruktionen Rücksicht zu nehmen hat.

Der Entwicklungsmodus der Embryogenese, im Lauf der Stammesgeschichte durch eine (primäre) Embryonierung frühlarvaler Stadien zustande gekommen, ist bei den Holometabolen viel später ein zweites Mal, als sekundäre Embryonierung, durch Einschaltung eines Ruhestadiums in die Jugendentwicklung eingetreten. Auch hier, bei der Puppe, handelt es sich um ein nichtfressendes, kaum bewegliches und daher potentiell konstruktionsarmes Stadium, ein relativ geschlossenes, umgebungsunabhängiges System. Mit der Keimesentwicklung stimmt die Holometabolie insofern überein, als umfangreiche Neubauten von undifferenzierten, primordialen Imaginalanlagen aus in einem Zug oder höchstens in zwei Etappen durchgeführt werden können, zum Unterschied von den Hemi-metabolen, bei denen in der Regel alle imagoeigenen Teile schrittweise im Verlauf der Häutungsfolge aus mehr oder weniger differenzierten larvalen Zellen und Geweben hergestellt werden müssen. Von der Keimesentwicklung und der Hemi-metabolie unterscheidet sich die Holometabolie durch ein mehr oder weniger stark gesteigertes Hervortreten des histolytischen Abbaus larveneigener Konstruktionen, der dank der Geschlossenheit des Systems «Puppe» ohne Rücksicht auf puppeneigene Konstruktionen durchgeführt werden kann.

Die namentlich für die Euholometabolen charakteristischen tiefgreifenden postembryonalen Umwandlungen der baulichen Organisation sind demnach durch einen Rückfall in den embryonalen Modus der umgebungsunabhängigen Entwicklung möglich geworden. In der Histogenese können dadurch Differenzierung und Zusammenschluß differenzierter Teile in einem allerdings für die einzelnen Organe ungleichen Ausmaß, aber jedenfalls in einer Weise räumlich und zeitlich ungeordnet und mit der Histolyse, dem bei abgeleiteten Holometabolen geradezu katastrophenartigen Abbau larvaler Teile, kombiniert werden, die bei freilebenden, umgebungsabhängigen Stadien lebensgefährdend und daher unmöglich wäre.

#### 1.12.2.2.4. *Die Bedingungen der postembryonalen Entwicklung*

Auch die postembryonale wird wie die Keimesentwicklung (S. 201) und in ähnlicher Weise wie das Verhalten (S. 145) bestimmt und gesteuert von einem Komplex innerer Bedingungen (endogener Faktoren), deren Auswirkung auf die Gestal-



tung des Individuums äußere Faktoren als spezifische, exogene Entwicklungsreize innerhalb gewisser Grenzen verändern, modifizieren können. Von den äußeren Vorbedingungen für die Jugendentwicklung überhaupt gilt grundsätzlich das, was auf S. 200 für die Keimesentwicklung gesagt wurde, doch kommt die Notwendigkeit einer nach Qualität und Quantität ausreichenden Nahrungszufuhr noch hinzu (s. auch S. 101 und S. 258).

Über den Anteil der einzelnen Faktoren an der Bedingtheit des Entwicklungsgeschehens unterrichtet die experimentelle Analyse: Versuche mit konstant gehaltenen Außenbedingungen grenzen deren Wirkung ab und ermöglichen eine Erfassung auch der quantitativen Seite der Umweltabhängigkeit der Entwicklung (S. 435). Der Anteil der inneren Faktoren wird durch verschiedene, teils sehr subtile operative Eingriffe an Jugendstadien ermittelt, durch Übertragung von Blut oder anderen Stoffen in die Leibeshöhle, durch Exstirpation (Ektomie), Abtrennung (Amputation), Abschnürung (Ligatur), Überpflanzung (Transplantation, Implantation) von Organen oder Körperteilen, durch Parabiose, d. h. operative Vereinigung zweier Versuchstiere, oder durch Setzen lokaler bzw. allgemeiner Schäden (mechanische Verletzung, Brennung, Bestrahlung, extreme Temperaturen). Naturfunde von Mißbildungen können dazu beitragen, aus den Ergebnissen abgeänderter die normalen Bedingungen der Entwicklung zu erschließen.

Diese analytische, zergliedernde Behandlung eines in der Natur einheitlichen Komplexes deckt schon die Zusammenhänge auf, die zwischen dessen Gliedern bestehen und führt daher zuletzt zur Synthese, zur gedanklichen Rekonstruktion der im Raum und in der Zeit geordneten wechselseitigen Abhängigkeiten, die aus einzelnen Teilen und Abläufen ein Ganzes machen.

#### 1.12.2.2.4.1. Die inneren Entwicklungsbedingungen

So führt denn auch bereits die isolierte analytische Untersuchung der inneren Entwicklungsbedingungen wohl zu einer Unterscheidung, aber nicht zu einer scharfen Abgrenzung verschiedener endogener **determinierender Faktoren**:

Am Schauplatz der Entwicklung selbst lokalisiert sind die **ortseigenen Faktoren**, die innerzellig durch Genwirkstoffe das Reaktionssystem des Zytoplasmas und zwischenzellig durch Wirkstoffe verschiedener Art die Zellen des gleichen Gewebes oder Organs beeinflussen. Die zwischenzelligen **Nachbarschaftswirkungen** zwischen Teilen, die in Gewebsverbindung oder in enger Berührung miteinander stehen oder im Begriff sind, eine solche Verbindung auszubilden, kommen durch Wirkstoffe oder auf nervösem Weg zustande, die **Fernwirkungen** werden durch hormonale, neurosekretorische oder nervöse Impulse auf entfernte Teile ausgeübt.

Die **Determination** jeder einzelnen Differenzierung kommt, zuweilen in mehreren Wellen, meist aber im Anschluß an eine kritische (sensible) Periode der Entwicklung zustande, bis zu deren Abschluß noch regulative Abänderungen des Entwicklungsverlaufs, durch exo- oder endogene Faktoren veranlaßt, möglich sind, während spätere Eingriffe höchstens noch Defektbildungen als Ausdruck eines mosaikartigen Nebeneinander selbständiger Anlagenteile hervorrufen können. Jede Determination bestimmt daher die weitere Regulations- und damit in den Grenzen der noch möglichen Reaktionen die künftige morphogenetische Leistungsfähigkeit der betroffenen Teile. Die Determination der ganzen postembryonalen Differenzierungsfolge, zu der immer wieder einfache Wachstumsvorgänge das ihre beitragen, kommt zustande als ein dynamisches Raum-Zeitsystem wechselseitig verzahnter Aktions- und Reaktionsfolgen determinierender

Zentren und reagierender Teile, als ein System, von dem grundsätzlich dasselbe zu sagen ist, was auf S. 207 für die Keimesentwicklung ausgeführt wurde. Daß bei ihr morphologisch undifferenzierte Zentren eine größere Rolle spielen als bei der Jugendentwicklung, bei der solche Zentren zwar, wie die Determination des Flügel-musters zeigt (S. 247), keineswegs fehlen, bei der aber besonders die Fernwirkungen von differenzierten Organen, vom Nervensystem und den endokrinen Drüsen aus-zugehen pflegen, bedeutet keinen wesentlichen Unterschied, und das gleiche gilt von anderen kleinen Verschiedenheiten. Die Determination selbst der imaginipeta-len Differenzierungen der Holometabolen stellt sich denn auch zuweilen sehr früh in der Keimesentwicklung (S. 207) und häufig vor jeder sichtbaren post-embryonalen Entstehung der Abgrenzung der betreffenden Anlage ein:

Die Augen-Antennen-Imaginalscheibe von *Drosophila* wird schon im 1. Larven-stadium als eine einheitliche sackförmige Epidermisteilung sichtbar und wird erst im 3. Larvenstadium in die Anlagen für Komplexaugen, Ozellen, Kopfkapselteile und Antennen differenziert. Schon im 2. Larvenstadium, vor jeder sichtbaren Differenzierung, erweisen sich diese Teile als determiniert; durch operative Teilung erhaltene Stücke ent-wickeln sich als Transplantate ohne übergreifende Regulationen selbstdifferenzierend und herkunftsgemäß. Entsprechende Ergebnisse haben Versuche an der männlichen Geni-talscheibe von *Drosophila* erbracht und gezeigt, daß komplexe Anlagen ein Mosaik von früh bestimmten, vor jeder sichtbaren Differenzierung in sich regulationsfähigen Organ-feldern darstellen können.

Der Sonderfall läßt sich, wenigstens für die Holometabolen, folgendermaßen ins Allgemeingültige wenden: Die mit Wachstum durch Zellvermehrung verknüpfte Regulationsfähigkeit nimmt mit zunehmendem Alter der Entwicklungsstadien ab. Als erste Stufe der Determination eines komplexen Körperteils erscheint sein **primäres Organsystem** (z.B. Flügelsystem, Beinsystem), dessen Umfang die eigent-liche Anlage des Körperteils übertreffen kann. Die Determination schreitet, vielfach unter Aufgliederung dieses Systems in ein Mosaik von mehr oder weniger weit-gehend selbstdifferenzierenden **Organfeldern**, von den allgemeinen zu den besonde-ren Differenzierungen des Körperteils fort, aber in einer für die verschiedenen Differenzierungen oft ungleichen Zeitfolge, für deren Verlauf der Schmetterlings-flügel ein besonders geeignetes Beispiel bildet. Er zeigt gleichzeitig, daß auch in der Jugendentwicklung undifferenzierte Zentren eine Rolle spielen können und gibt einen ersten Begriff von dem Ineinandergreifen der verschiedenen determinierenden Faktoren.

Die bereits im 1. Raupenstadium als Epidermisverdickungen sichtbaren Flügelanlagen können z.B. bei *Lymantria* und *Philosamia* in den ersten Raupenstadien ganz entfernt werden, worauf sich aus den benachbarten Epidermispartien neue Flügelanlagen bilden, falls nicht zu umfangreiche Epidermisteile mit entfernt wurden. Hier bildet also die bereits sichtbare Flügelanlage zunächst mit umliegenden Epidermisflächen zusammen ein primäres Organsystem, erst im letzten Larvenstadium ist der Flügel als solcher fest determiniert, die endgültige Determination der Geädderdifferenzierung kommt (bei *Philosamia*) erst im Anfang der Puppenzeit zustande. Sie wird aber schon bei der Altraupe sichtbar vorbereitet durch das entstehende Lakunensystem (hierzu u. zum Folgenden s. S. 237), das die Flügelanlage im Sinne einer autonomen rhythmischen Flächengliederung (s. S. 35 ff.) in Ader- und Zwischenaderbezirke aufteilt, dabei die Quer-, aber mehr noch die Längs-richtung zur Flügelachse bevorzugt und im Lauf der Entwicklung zunehmend verfeinert und abgewandelt wird. In seinem Raum und in Abhängigkeit von seinem jeweiligen Glierungszustand entwickeln sich, bei der Altraupe beginnend, zunächst von der Flügelbasis her die Verzweigungsmuster der drei frühen Tracheensysteme, dann in umgekehrter Rich-

tung, vom Lakunensystem bestimmt, das Konfluenzmuster der Flügelnerven. Schließlich, bei der Puppe, entsteht, wieder von der Basis her, noch das endgültige Verzweigungsmuster der Tracheen, dessen Gliederung dem Konfluenzmuster der Nerven nachgebildet wird. Bei der Entwicklung des Durchdringungsmusters der Lakunen, Tracheen und Nerven folgt also auf eine autonome eine abhängige Gliederung, abhängig hauptsächlich von zwischenzelligen ortseigenen Faktoren und zeitlich vom Altlarven- bis zum Ende des Puppenstadiums reichend. In der Vorpuppenphase der Altraupe läuft, wie auf S. 236 für *Ephestia* dargelegt wurde, die erste Periode der Serie differentieller Zellteilungen ab, die das Schuppen-Grundepithelmuster bestimmt und vom Metamorphosehormon in Gang gebracht wird (S. 250). Sie spielt, wie auf S. 237 schon angedeutet wurde, in die Determination des Zeichnungsmusters hinein, die bereits in der Altlarve an der Flügelanlage ansetzen kann (*Philosamia*) und im Verlauf der Puppenruhe, mehr oder weniger getrennt für verschiedene Zeichnungselemente, zu Ende geführt wird. Zwischen den einzelnen Arten gibt es gewisse Unterschiede im Ablauf der Determination des Zeichnungsmusters, die sich z. B. beim Stachelbeerspanner *Abraxas* über einen weit größeren Teil der Puppenzeit hinzieht als bei den anderen untersuchten Schmetterlingen, z. B. *Philosamia* und *Ephestia*. Bei *Ephestia* ist am 1. Puppentag noch kein Teil der Flügeloberseite als Musterteil fest determiniert, am 4. Puppentag ist die Determination des Symmetriesystems, d. h. der annähernd symmetrisch zu einer durch den Flügel gezogenen Querachse (---- in Fig. 144a) angeordneten Bindenzeichnung vollzogen (Fig. 144b, Näheres über die Zeichnungsmuster s. S. 35). Sie kommt als rhythmische Flächengliederung zustande im Verlauf eines von der Geärdifferenzierung nicht ganz unbeeinflussten Determinationsstromes, der von einem noch nicht genau lokalisierten, wahrscheinlich flügelunterseitig gelegenen Zentrum aus über die Flügelkanten weg im Sinne der Pfeile in Fig. 144a wellenartig den Flügel durchstreicht und in seinem Verlauf die Musterteile determiniert. Über die Art des Ausbreitungsvorgangs ist nichts bekannt, die mit ihm sich ausbreitenden Agentien sind überzelliger Natur, sie erfüllen bestimmte Bereiche der Flügelfläche ohne Rücksicht auf das vorhandene, im Verlauf der Mitosenfolge unabhängig entstandene Zellmosaik, aktivieren in den Schuppenstammzellen die Gen-bedingten Potenzen zu der für helle und dunkle Schuppen verschiedenen Formbildung (vgl. S. 237) und machen die Zellen aufnahmebereit für bestimmte Pigmente. Die Formbildung selbst bestimmen sie aber nur bis zur ersten Ausformung für eine spezielle Entwicklungslinie, so daß bis zur endgültigen Ausbildung der Polarität, der Umrißform, der Feinstruktur und der Pigmentierung der Schuppen noch viele Regulationen möglich sind. Auch dabei sind wieder Gene mit am Werk, man kann also vorläufig feststellen, daß an der Determination der Flügelentwicklung innerzellige Gen-Wirkungen, zwischenzellige ortseigene Faktoren (der Determinationsstrom und die musterbildenden Wirkungen und Wechselwirkungen des Lakunen-, Tracheen- und Nervensystems des Flügels, s. S. 236 und S. 237), Nachbarschaftswirkungen (Flügelanlage und angrenzende Epidermisbezirke) und fernwirkende Hormone (bei der Mitosenfolge) beteiligt sind. Weiteres s. S. 35 ff.).

Daß es bei der Determination eines primären Organsystems oder eines Organfelds nicht so sehr auf die Lage der (präsumptiven) Organanlage ankommt als viel-

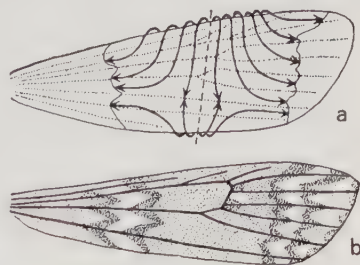


Fig. 144: a Der Determinationsstrom (→) und b das Zeichnungsmuster (Symmetriesystem) des Vorderflügels von *Ephestia kuehniella*. Adern eingezeichnet, Symmetrieachse in a gestrichelt eingetragen. (Nach KÜHN).



mehr auf die Bereitstellung von **Baumaterial mit Organpotenz** und nicht zuletzt auf das Vorhandensein einer **Mindestmenge** dieses Materials, machen Amputationsversuche an Raupenbeinen besonders deutlich:

Die Imaginalscheibe des Falterbeins wird bei *Vanessa* im Femur des letzten (4.) Raupenstadiums sichtbar. Amputiert man bei Raupen des 2. oder 3. Stadiums das Bein mit Einschluß der Coxa, so ist das primäre Beinfeld zerstört, das Bein wird nicht neugebildet. Läßt man dagegen die Coxa stehen, so entwickelt sich, obwohl mit dem Femur die präsumptive Imaginalanlage entfernt wurde, ein normales Falterbein aus dem Stumpf. Dieser muß also im Gegensatz zum ersten Versuch Beinmaterial in genügender Qualität und Quantität enthalten, um Regulation zum Ganzen zu ermöglichen. Daß dem primären Beinsystem sogar schon eine recht weitgehende Determination in qualitativer Hinsicht innewohnt, geht daraus hervor, daß Raupenhinterbeine, auf entsprechende Stümpfe der Vorderbeine transplantiert, sich im wesentlichen herkunftsgemäß entwickeln (s. unten).

Regulationsfähigkeit ist weithin identisch mit **Regenerationsfähigkeit**, dem Vermögen, irgendwie in Verlust geratene oder beschädigte Organe oder Organteile in der alten Form oder verändert wieder aufzubauen. Die Gestaltung des Regenerats und das Ausmaß der Regenerationsfähigkeit, deren Abhängigkeit vom inkretorischen System bei *Carausius* experimentell festgestellt ist, geben Auskunft über den Determinationszustand der betreffenden Körperteile und die sonstige Bedingtheit des Regenerationsgeschehens.

**Physiologische Regeneration** der im normalen Lebensprozeß abgenutzten Teile findet sich z.B. regelmäßig beim Mitteldarm (S. 95), auch noch in der Imaginalzeit, während die Kutikula nur bei Häutungen, also in der Regel nur an Jugendstadien neugebildet wird. Bei den Zygentoma ist reparative Regeneration auch bei adulten Formen möglich, indem Verletzungen (auch Abreiben der Schuppen) zusätzliche Imagohäutungen auslösen. (Die Erneuerung der abgenutzten Wachsschicht der Epikutikula ist lediglich ein Sekretionsprozeß, S. 231.)

**Traumatische (pathologische, reparative) Regeneration** epidermaler Teile kommt denn auch, von kleineren Wundheilungen abgesehen, nur im Verlauf von Häutungen zustande. Die Fähigkeit dazu nimmt auch bei Jugendstadien mit fortschreitendem Alter ab und erlischt z.B. beim Schmetterlingsflügel mit Beginn des Puppenstadiums vollkommen. Bei der Imago reicht sie meist nicht einmal zu einer regelrechten Wundheilung aus. Bei verschiedenen Gruppen und Organen ist sie unterschiedlich stark ausgeprägt. Sie ist z.B. bei den Phasmen und manchen anderen Insekten besonders stark gesteigert im Zusammenhang mit der Fähigkeit zur Autonomie, zum Abwerfen von Körperanhängen (s. S. 314) auf mechanische oder chemische Reize hin. Unter den inneren Organen sind die Gonaden als besonders früh determinierte Teile besonders wenig regulationsfähig (S. 196).

Die komplexe Bedingtheit des Regenerationsverlaufs ergibt sich aus folgenden Beobachtungen: Regeneration larvaler Beinstümpfe findet zwar häufig statt (s. oben), wird aber leicht durch Transplantation eines anderswo amputierten Gliedes auf die Wundfläche unterdrückt. Eine amputierte Antenne regeneriert (bei *Carausius*), wenn ein genügend großer Stumpf stehenbleibt, eine neue Antenne, nach Abtrennung nahe der Basis entsteht an ihrer Stelle meist ein Bein, eine Heteromorphose, wie man sie zuweilen auch in der Natur antrifft. Mehrfachbildungen von Antennen, Beinen oder Flügeln, die ebenfalls als Naturfunde vorkommen, kann man experimentell durch Spaltungen von Anlagen auf frühen Stadien oder durch nicht genau achsengerechte Anheilung eines amputierten Anhangsstücks erzielen.

1.12.2.2.4.1.1. Die bisher vorwiegend berücksichtigten ortseigenen Faktoren werden ergänzt und beeinflußt von **Nachbarschaftswirkungen**, deren Bedeutung auch für bereits vorhandene Organfelder und -anlagen schon aus dem Auftreten



von Heteromorphosen (s. oben) und ferner daraus hervorgeht, daß z.B. die Vorderbeine junger *Vanessa*-Raupen, auf gleichaltrige Amputationsstümpfe der Hinterbeine verpflanzt, um so stärker ortsgemäß induzierte Imaginalbeine liefern, je größer der Hinterbeinstumpf war. Besonders deutlich aber treten die Nachbarschaftswirkungen bei Versuchen heraus, die den außerordentlich starken trophischen Einfluß des Nervensystems auf die Ausbildung der imaginalen Thoraxmuskulatur und deren Bedeutung für die Gestaltung des Hautskeletts klären:

Im Thorax der diapausierenden jungen Puppe des Seidenspinners *Telea polyphemus* (thermische Parapause, siehe S. 521) sind nur wenige schwächliche Muskelbündel vorhanden, die als Transformationsmuskeln (S. 239) weiterbestehenden Muskeln der Raupe. Die mächtige Thoraxmuskulatur der Imago entwickelt sich nur, wenn die motorischen Neurone, die sie (später) innervieren, durch ihre Neurite mit ihnen in Verbindung bleiben (bei Transformationsmuskeln) oder in Verbindung treten können (bei Neubildungen aus Myoblastenzügen). Entfernung der thorakalen Ganglien bei der jungen Puppe verhindert die Metamorphoseentwicklung der imaginalen Muskeln fast ganz, der Thorax bleibt größtenteils hohl. Schneidet man einzelne Nerven durch, so fallen die Muskeln aus, die von den betreffenden Nerven versorgt werden, und es gelingt auf diese Weise sogar festzustellen, daß in morphologisch einheitlichen Muskelbündeln die Faserzüge teils nur vom Ganglion des vorhergehenden oder des eigenen Segments, teils von beiden innerviert sind, daß aber in jedem Falle einfache Innervierung genügt, um die Muskelentwicklung voll zu gewährleisten (siehe auch Fig. 145). Näheres über die Natur des trophischen Einflusses, den die Nerven über längere Zeit hin auf die Muskeln ausüben (auch spätere Nervendurchtrennungen ergeben nur unverhältnismäßig schwache Entwicklung der betroffenen Muskeln), ist nicht bekannt. Das Hautskelett wird auch bei völligem Ausfall der Muskulatur in allen Einzelheiten normal differenziert, nur die endgültige plastische Modellierung leidet Not. Wie in der Embryonalentwicklung (S. 208), so erweist sich also auch hier das Ektoderm der Körperdecke als selbstdifferenzierend und nur zur Formung und Streckung der Unterlagerung durch Mesoderm bzw. Muskulatur bedürftig. Ganz unabhängig vom Nervensystem und der Muskulatur bleibt das Tracheensystem des Thorax.

#### 1.12.2.2.4.1.2. Die Steuerung von Larvenhäutungen und Metamorphose durch Hormone

Häutung und Metamorphose werden bei allen Insekten durch mehrere Hormone kontrolliert (Fig. 146). Wie bereits S. 225 ausgeführt wurde, erfolgt bei der Häutung die Sprengung der alten Kutikula durch eine plötzliche Steigerung des Binnendrucks auf die präformierten Häutungsnähte, die durch Verschlucken von Luft oder durch Verlagerung des Darminhaltes bzw. durch Muskelkontraktionen erreicht wird. Im Pharynx (von *Locusta migratoria migratoroides*) sind Rezeptoren für die Druckänderung vorhanden, von denen Impulse ausgehen und über das stomatogastrische Nervensystem dem Gehirn zugeleitet werden. Dort werden die neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis (S. 132) zur Ausschüttung eines von ihnen produzierten Neurohormons (Ecdysiotropin, Aktivationshormon, adenotropes Gehirnhormon, prothoracotropes Hormon) angeregt. Es gelangt über die Nervi corporis cardiaci (S. 132) in die Corpora cardiaci, die es an die Hämolymphe weitergeben. Sie führt es den Ventraldrüsen (ventralen Kopfdrüsen bzw. Prothoraxdrüsen, s. S. 133f.) zu, wodurch diese ihrerseits zur Bildung und Abgabe eines Hormons angeregt werden, das nach seiner Wirkungsweise als Häutungs- und Metamorphosehormon sowie als Wachstums- und Differenzierungshormon bezeichnet wurde. Nachdem es 1954 in reiner, kristallisierter Form (von A. BUTENANDT und P. KARLSON) aus Seidenspinnerpuppen gewonnen werden konnte (sie erhielten 25 mg kristallisiertes Hormon aus 500 kg Puppen), nannten es seine Entdecker

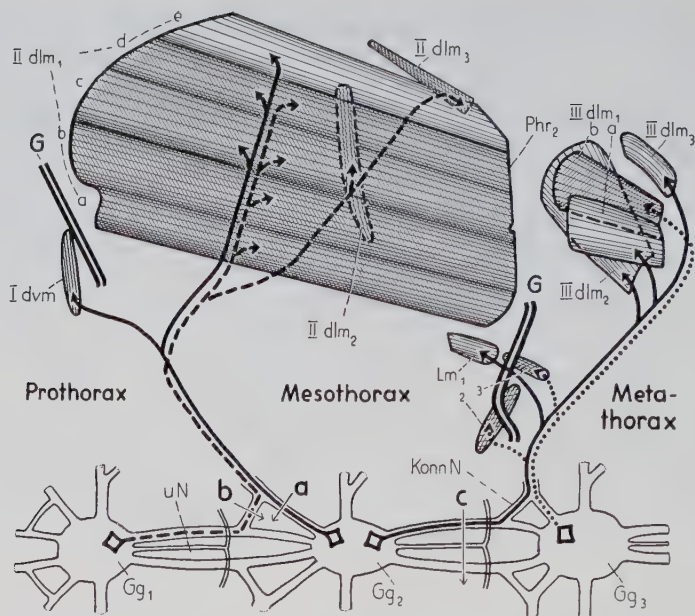


Fig. 145: Schema zur Abhängigkeit der Metamorphose der Thoraxmuskulatur vom Nervensystem bei *Telea polyphemus*. (Nach einer unveröffentlichten Zeichnung von H. NÜESCH). – Einige dorsale und laterale Muskeln sind segmentweise in Seitenansicht (rechte Hälfte), das thorakale Nervensystem ist in Dorsalansicht gezeichnet. Die vom prothorakalen bzw. metathorakalen Ganglion innervierten Muskeln sind mit verschiedener Strichlage schräg schraffiert, die Innervierung ist durch dicke Linien mit Pfeilspitzen angegeben. ----, —, ..... = Innervierung vom pro-, meso- und metathorakalen Ganglion aus. Wird der Nerv bei a → durchtrennt, so fallen die Muskeln Idvm und IIdlm<sub>1</sub>e aus, nach Durchtrennung bei b → fallen IIdlm<sub>1</sub>a u. b, nach Durchtrennung bei c → fallen Lm<sub>1</sub>, IIdlm<sub>1</sub>a, IIdlm<sub>2</sub> und IIdlm<sub>3</sub> aus.

I, II, III bedeuten morphologische Zugehörigkeit zu den 3 Thoraxsegmenten, dlm = dorsaler Längsmuskel, dvm = Dorsoventralmuskeln, G = Segmentgrenze, Konn N = Konnektivnerv, Lm = laterale Muskeln, Gg<sub>1</sub>, <sub>2</sub>, <sub>3</sub> = pro-, meso-, metathorakales Ganglienpaar, Phr<sub>2</sub> = Mesopostphragma, uN = unpaarer Nerv.

Ecdyson, worunter es jetzt allgemein bekannt ist. Chemisch ist es ein Steroid mit der Summenformel  $C_{27}H_{44}O_6$  (Fig. 147a), das in den Ventraldrüsen bei zoophagen Insekten aus Cholesterin, bei phytophagen aus Pflanzensterinen mit 28 oder 29 Kohlenstoffatomen und bei *Dermestes* z.T. auch aus Compesterin aufgebaut wird. Diese Sterine sind in einer gewissen Minimalmenge für Insekten essentiell, weil diesen eine Totalsynthese des Steringerüsts nicht möglich ist (S. 100). Vom Ecdyson werden die bereits auf S. 231 bzw. 18 geschilderten Veränderungen (Mitosen) an der Epidermis und der Sklerotisierungsprozeß durch Einwirkung auf den ganzen Tyrosinstoffwechsel des Insekts ausgelöst. Das Ecdyson wirkt direkt auf das genetische Material, die DNS ein, indem es, wie im Experiment an den Riesenchromosomen bestimmter Insekten (S. 265) nachgewiesen werden konnte, bestimmte Genorte unter Auslösung des «Puffing-Phänomens» zur Ribonukleinsäuresynthese aktiviert.

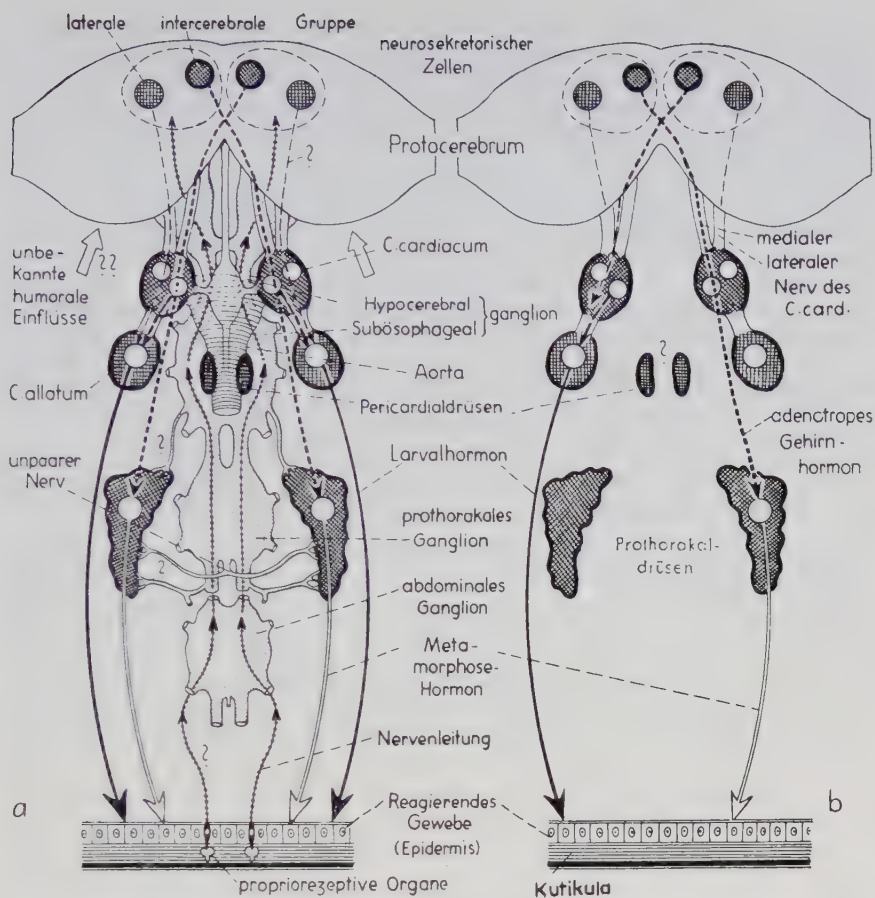


Fig. 146: Übersicht über die nachgewiesenen und hypothetischen oder vermuteten Wirkungen des inkretorischen Systems und sein Zusammenwirken mit dem Nervensystem. **a** Dorsalansicht des Nervensystems und des retrocerebralen Systems mit einem vorderen Stück der Aorta. Alle, auch die nur vermuteten Wirkungsbeziehungen sind auf beiden Seiten als Pfeile eingetragen. Der ventrale Teil des Nervensystems ist punktiert, schraffiert sind die inkretorischen Organe (am weitesten hinten die Prothorakaldrüsen), die in **b** zusammen mit dem Protocerebrum und den experimentell nachgewiesenen Wirkungen dieser Teile eingezeichnet sind. ? = Wirkungsweise zweifelhaft, ?? = Wirkung überhaupt zweifelhaft.

Diese Veränderung am Genlocus kann in Speicheldrüsenpräparaten unter dem Mikroskop 15 bis 30 Minuten nach der Injektion von sehr kleinen Mengen Ecdyson ( $1/1000$  Calliphora-Einheit =  $10^{-3} \mu\text{g}$  und weniger) beobachtet und die Ribonukleinsäuresynthese durch Radioautographie nachgewiesen werden. KARLSON hat daraus etwa folgende - vielleicht allgemeingültige - Hypothese der Hormonwirkung entwickelt: Da die meisten Merkmale des Organismus, also auch die Farb- und Formmerkmale von Larven und Imagines, in vielen Fällen die Zahl der Häutungen usw., genetisch festgelegt sind, d. h. die Informationen über die Merkmale in den Chromosomen liegen, so müssen durch das Hormon, das einen neuen Entwicklungsschritt einleitet, die dazu nötigen neuen Informationen



abgerufen werden. Das Hormon führt an der Kette der DNS im Chromosom zur Synthese einer spezifischen RNS, der sogenannten Informations- oder Matritzen-RNS (S. 265), die als erste Molekülart die von der DNS ausgehende Information übernimmt und sich mit den Ribosomen verbindet, um dort die Enzymproteinsynthese zu steuern. Durch diese Enzyme wird z.B. die Umsteuerung des Tyrosinstoffwechsels ermöglicht, der zur Sklerotisierung führt (Fig. 7).

Wenn nur das bisher geschilderte Hormonsystem im Insekt vorhanden wäre, würde jede Häutung eine Imaginalhäutung sein. Daß zuvor mehrere Larvenhäutungen möglich sind, ist auf die Anwesenheit des Juvenilhormons (Larvalhormon, Neotonin) zurückzuführen, als dessen aktive Substanz bei *Hyalophora cecropia* ein Methyl *trans, trans, cis*-10-epoxy-7-äthyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienoat (Fig. 147b) beschrieben wurde. (Auch ähnlich gebaute synthetische Verbindungen, wie eine Mischung des Terpenalkohols Farnesol, eines weitverbreiteten Stoffwechselproduktes, mit seinem Aldehyd Farnesal, Farnesylmethyläther und Methylester der Farnesinsäure zeigen mehr oder weniger stark dieselbe Wirkung wie das Juvenilhormon). Es wird von den Corpora allata (S. 133) gebildet, worüber bereits die klassischen Exstirpations- und Transplantationsversuche in den dreißiger und vierziger Jahren dieses Jahrhunderts Aufklärung gebracht haben.

Als Beispiel für die Hemimetabolen, bei denen die Larvenhäutungen schrittweise auch die imaginipetalen Veränderungen der Metamorphose herbeiführen, zeigt *Carausius* nach Exstirpation der *C. allata* im 1.-4. von den 6 Larvenstadien eine Verringerung der Häutungszahl und, je nach dem Ausgangsstadium, die vorzeitige Entstehung von sterilen oder fertilen «Geschlechtstieren», genauer gesagt von Mischformen zwischen Larve und Imago. Ältere Larven oder Imagines, denen *C. allata* aus jungen Stadien eingepflanzt werden, machen unter starkem Wachstum überzählige Larven- bzw. Imaginalhäutungen durch und werden schließlich zu Riesentieren, zu Mischformen zwischen Larve und Imago,

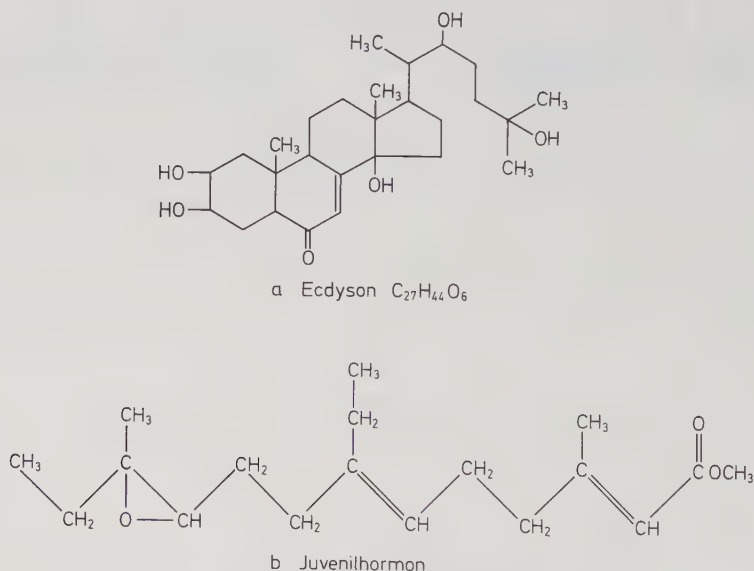


Fig. 147: Strukturformeln für die beiden wichtigsten Insektenhormone.

welche die doppelte Länge der normalen Imago erreichen können. Für die Holometabolen zeigt *Galleria* dasselbe in noch ausgeprägterer Form: Exstirpation der *C. allata* bei jungen Raupenstadien bewirkt vorzeitige Verpuppung und läßt Zwergpuppen und -falter entstehen, Transplantation junger *C. allata* in Altlarven (s. S. 257) bewirkt überzählige Raupenhäutungen, und schließlich bilden sich Riesenpuppen und -falter aus. Bei den Cyclorrhaphen wirkt der den *C. allata* homologe (dorsale) Zentralteil der Ringdrüse (Fig. 81, *C. all.*) in entsprechender Weise auf das Zustandekommen der Larvenhäutungen. Daß diese Wirkungen nicht auf nervösem, sondern auf dem Blutweg, also wirklich durch Hormone ausgeübt werden, beweisen neben den obigen Transplantationsversuchen, die die nervöse Verbindung der *C. allata* ausschalten, auch für die **Metamorphosehäutungen** die folgenden Versuche, die gleichzeitig das Verhältnis zwischen den Larval- und Metamorphosehormonen und den Mechanismus ihrer Wirkung aufhellen: Schon die ersten an der hemimetabolen Wanze *Rhodnius* durchgeführten Köpfungsversuche zeigten, daß hier in jedem der fünf Larvenstadien während einer «kritischen Periode» vom Kopf her die nächste Häutung ausgelöst wird: Verbindet man eine vor Empfang dieses Impulses geköpfte Larve Hals an Hals mit einer nach Empfang geköpften, so häutet sich auch die erstere, sonst zwar noch lange lebens-, aber nicht mehr häutungsfähige Larve. In solchen Parabioseversuchen können einerseits schon Lärchen des ersten Stadiums durch Vereinigung mit häutungsbereiten Altlarven gezwungen werden, sich zu Mischformen zwischen Larve und Imago zu häuten, und andererseits können Imagines durch Vereinigung mit Altlarven zu einer überzähligen Imaginalhäutung veranlaßt werden, die durch gleichzeitige Transplantation jüngerer *C. allata* sogar den Charakter einer Larvenhäutung annimmt. Für die erzielten, vom Kopf ausgehenden Wirkungen kommt nur der Blutweg in Betracht, hier wie überall erweisen sich die (bei den Wanzen unpaaren) *C. allata* als die Quellen des «Larvenhäutungshormons».

Das Juvenilhormon verhindert also bei jeder Larvalhäutung die Metamorphosewirkung des Ecdysons. Es ist dazu aber nur dann fähig, wenn es in einer so hohen Konzentration in der Hämolymphe vorhanden ist, daß es über das Ecdyson überwiegt. Da, wie S. 133 erwähnt wurde, das Volumen der Corpora allata während der Larvenzeit von Stadium zu Stadium weniger als das Gesamtvolumen des Insekts zunimmt, wird ihre Hormonausschüttung und damit der Juvenilhormontiter in der Hämolymphe immer geringer, bis schließlich ein Punkt eintritt, wo das Ecdyson die Oberhand gewinnt und die Metamorphose stattfinden kann. Das Juvenilhormon wirkt ebenfalls direkt auf den Zellkern. Man kann sich vorstellen, daß es einen ganzen Satz von Genen aktiviert, die die larvalen Formen produzieren, während es die Gene, die die Informationen für die adulten Formen enthalten, unterdrückt. Wenn der Aktivator der larvalen Gene fehlt, gehen die larvalen Zellen zugrunde und die imaginalen können sich ausbilden. Bei den Hemimetabola läßt die Hormonausschüttung der Corpora allata von Häutung zu Häutung allmählich nach, bis endlich im letzten Stadium kein Juvenilhormon mehr wirksam ist und die letzte Häutung daher zur reinen Imaginalhäutung wird (Fig. 148a). (Über die Bedeutung des Juvenilhormons bei der Ausbildung der nicht fortpflanzungsfähigen Kasten der Termiten siehe S. 474.) Bei den Holometabolen dagegen hält die Wirkung des Juvenilhormons gleichmäßig über die ganze Larvenentwicklung an, um beim letzten Larvenstadium plötzlich nachzulassen und bei der Puppe zunächst ganz aufzuhören. Wenn das Volumen der Corpora allata später wieder zunimmt und dadurch eine neue Sekretionsphase anzeigt (Fig. 148b), so handelt es sich jetzt um ein Hormon mit einer anderen Funktion (Gonadotropin, das auf die Gonaden wirkt z.B. durch Stimulierung der Ovarien zur Proteinabsorption aus der Hämolymphe zur Dotterbildung). Die Ventraldrüsen, die schon im Embryo entwickelt und funktionstüchtig sind und, wie experimentell durch Schnürungsversuche an

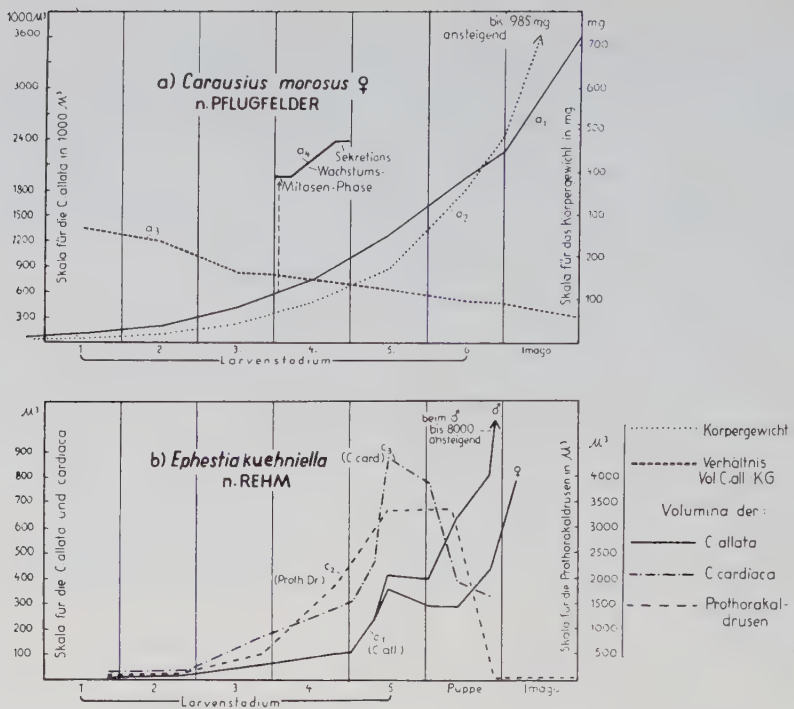


Fig. 148: Wachstumskurven für Körpergewicht und Volumen der Hormonalorgane Corpora allata, Corpora cardiaca und Prothorakaldrüsen a bei *Carausius morosus* und b *Ephestia kuehniella*.

a) In der Jugendentwicklung des hemimetabolen *Carausius* steigt die Kurve der Volumenveränderung der *C. allata* ( $a_1$ ) ziemlich konstant an, doch hat das Körpergewicht ( $a_2$ ) einen höheren Wachstumsgradienten, die Kurve, die das Verhältnis zwischen der Zunahme des Volumens der *C. allata* und der des Körpergewichts wiedergibt ( $a_3$ ), fällt daher ab und zeigt, daß die Hormonausschüttung im Verhältnis zur Körpermasse im Lauf der Jugendentwicklung wahrscheinlich abnimmt. Im letzten Larvenstadium weist auch diese Kurve keinen Knick nach unten auf, es liegt also kein Grund zu der Annahme eines völligen Ausfalls oder auch nur einer starken Abnahme des Juvenilhormons bei diesem Stadium vor. Es ist vielmehr anzunehmen, daß durch den allmählichen Abfall der relativen Menge des Juvenilhormons ebenso allmählich das Metamorphosehormon (Ecdyson) überwiegt.

b) Die *C. allata* der holometabolen *Ephestia* weisen im Altlarvenstadium (5. Stadium) zunächst einen sehr starken Anstieg und dann in der Vorpuppenphase einen Abfall der Wachstumskurve ( $c_1$ ) auf. Auch ist der Abfall nicht so stark, daß man mit einem völligen Ausfall des Juvenilhormons rechnen müßte, obwohl zu berücksichtigen ist, daß die *C. allata*, die in der Imaginalzeit wieder tätig sind und schon im Puppenstadium wieder stark zu wachsen anfangen, trotz ihrer während der Vorpuppen- und Puppenzeit geringen sekretorischen Aktivität nicht unter ein gewisses Voluminimum einschrumpfen können. Aber andererseits zeigt das Volumen der Prothorakaldrüsen ( $c_2$ ), nur im 4. Larvenstadium einen deutlich höheren Wachstumsgradienten als das der *C. allata*, und in der Vorpuppenphase wie im Anfang des Puppenstadiums nimmt es nur noch wenig zu, um von da ab sehr schnell bis zum völligen Verschwinden abzunehmen.



Saltatorien nachgewiesen wurde, die embryonale Häutung, d.h. die Beseitigung der Embryonalkutikula, auslösen (S. 198), sind nach der Metamorphose vollständig rückgebildet.

Es besteht kein Grund, besondere Verpuppungs- und Imaginalhäutungshormone anzunehmen. Der besondere Charakter der einzelnen Häutung hängt vielmehr von den jeweils vorhandenen, von anderen nur quantitativ verschiedenen Hormonsystemen ab, die allerdings auf Gewebe von ungleicher Reaktionsbereitschaft und höchst ungleicher morphogenetischer Leistungsfähigkeit einwirken. Je nach dem größeren oder geringeren Gehalt an Larval- und Metamorphosehormonen kann man Hormonsysteme der Larven-, Puppen- und Imaginalhäutungen unterscheiden, deren Wirkung gerade an Holometabolen aus den verschiedensten Ordnungen mit übereinstimmendem Ergebnis experimentell geprüft ist. Als Beispiele mögen die besonders gründlich untersuchten Schmetterlinge dienen:

Abschnürung eines hinteren Körperabschnitts verhindert, vor einem bestimmten, kritischen Zeitpunkt an der Altraupe vorgenommen, beim Hinterstück die Verpuppung (Fig. 149c). Injektion von Blut verpuppungsbereiter Raupen führt auch bei dem abgeschnürten Hinterstück die somit hormonal ausgelöste Verpuppung herbei. Nach dem kritischen Zeitpunkt, d.h. nach der Hormonverteilung, gelingt die Hemmung nicht mehr (Fig. 149b). Larval- und Metamorphosehormone sind hier besonders wohl zu unterscheiden: ein Bein einer *Vanessa*-Raupе des letzten Stadiums machte, auf eine jüngere Raupе verpflanzt,

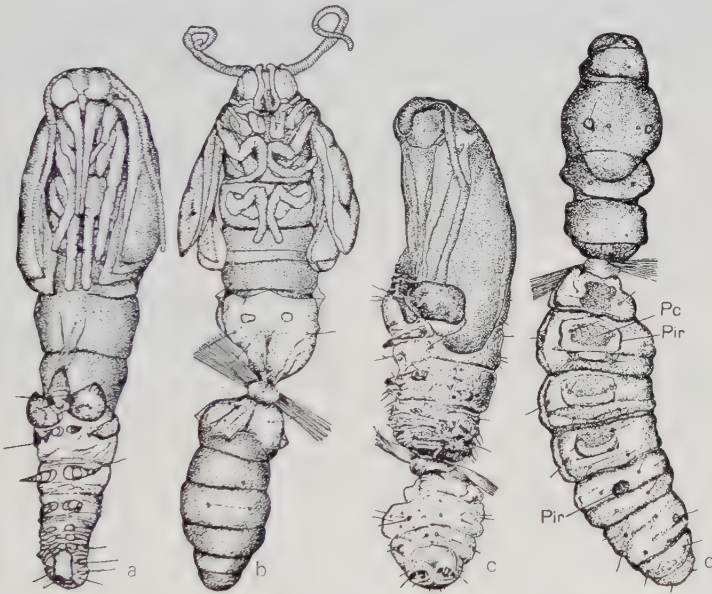


Fig. 149: Zur Physiologie der Verpuppung von *Ephestia kueiella*. (Nach KÜHN und PIEPHO). a unoperierte Puppe gleich nach Abstreifen der letzten Larvenhaut. b nach dem kritischen Zeitpunkt durchgeschnürtes Tier. Vorder- und Hinterstück verpuppt (Raupenkutikula abpräpariert). c in etwas früherem Stadium durchgeschnürtes Tier, Vorderstück normal verpuppt, Raupenhaut zurückgestreift, Hinterstück nicht verpuppt. d weiter vorn durchgeschnürtes Tier (etwa wie c), Vorderstück verpuppt, Hinterstück größtenteils unverpuppt. Pir = pigmentierte Raupenkutikula, Pc = Puppenkutikula.

die ortsgemäße Raupenhäutung mit, statt die herkunftsgemäße Puppenhäutung durchzuführen. Der Einwand, daß hier Nachbarschaftswirkungen (s. S. 248) im Spiel sein könnten, läßt sich durch Transplantation von Raupenhautstückchen in die Leibeshöhle anderer Raupen entkräften. Die Epidermis solcher Transplantate wächst an den Rändern aus, schließt sich über der mittstransplantierten Kutikula zusammen (Fig. 150 a, b) und bildet so ein Bläschen, dessen Außenseite, der ursprünglichen Innenseite der Epidermis entsprechend, dem Blut des Wirts zugekehrt ist und das auf hormonale, vom Blut ausgehende Einflüsse auf der Innenseite durch Häutungen reagiert. Diese Häutungen erfolgen, wenn das Transplantat nicht einer Altlarve nach dem kritischen Zeitpunkt entnommen wurde, stets ortsgemäß, im Gleichtakt mit denen des Wirtes; je nach dessen Entwicklungszustand sind sie Raupen-, Puppen- oder Imaginalhäutungen (Fig. 150 c-e), ohne Rücksicht auf die Herkunft des Transplantats, das sowohl zum Überspringen von herkunftsgemäß fälligen Raupenhäutungen (Fig. 150 d, e) wie zu überzähligen Larven- und Puppenhäutungen gezwungen werden kann. Sogar die imaginale Haut ist trotz des degenerierten Eindrucks, den ihre Epidermis macht (S. 238), noch reaktionsfähig. Am besten reagiert sie auf das Hormonsystem der Imaginalhäutung: in Puppen transplantierte, aus Transplantatbläschen

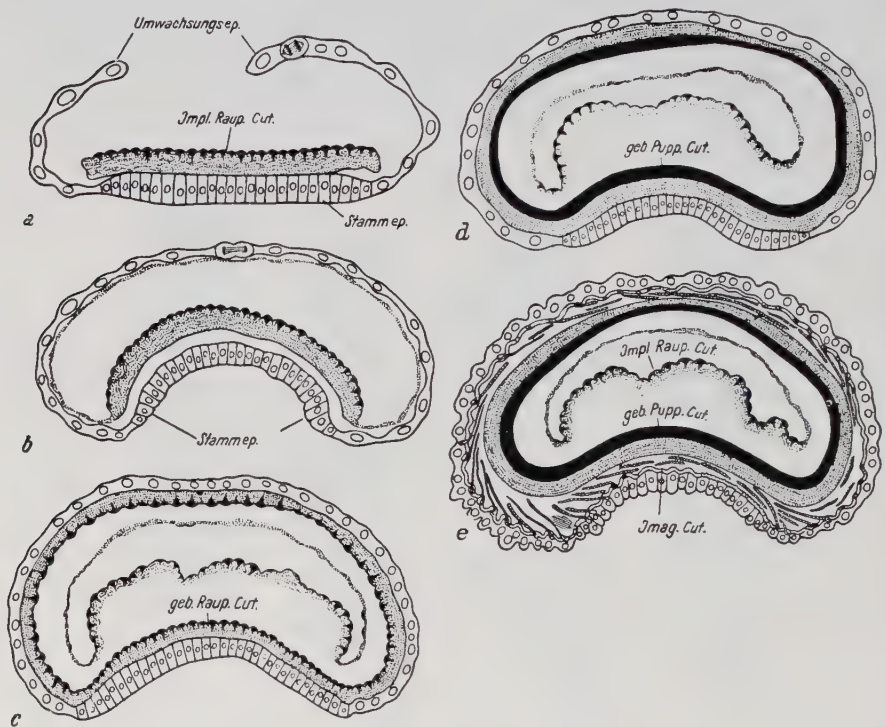


Fig. 150: Entwicklung transplanteder Raupenhautstückchen in der Leibeshöhle anderer Raupen, schematisierte Schnitte. (Nach KÜHN).

a-c Raupenhaut in eine Raupe des vorletzten Stadiums transplantiert, a Auswachsen der Stammepidermis, b Zusammenschluß der Umwachseungsepidermis, c Transplantat nach der Häutung des Wirts, alte Kutikula abgestoßen, neue Raupenkutikula gebildet, d ein in eine Altraupe transplantiertes Stück Raupenhaut hat die Puppenhäutung und e auch noch die Imaginalhäutung mitgemacht (Schuppen im Schnitt sichtbar).

(wie Fig. 150e) stammende imaginale Hautstücke führen ziemlich regelmäßig eine überzählige Imaginalhäutung durch, verbunden mit einer wiederholten Schuppenbildung, die sich allerdings von der normalen (S. 234f., Fig. 138, 139) dadurch unterscheidet, daß die Schuppenbildungszellen nicht polyploidisiert werden und die Schuppenform vereinfacht ist. Selten und höchstens durch Ausbildung einer atypischen Larvenkutikula reagiert die imaginale Haut auf das Hormonsystem der Larvenhäutung, häufiger und durch Bildung einer typischen Puppenkutikula spricht sie auf das System der Puppenhäutung an, so daß insgesamt auf eine weitgehende Determination ihrer Epidermis zur Imaginalhäutung durch eben diese Häutung geschlossen werden kann.

Geht aus diesen Versuchen schon hervor, daß die Epidermis nicht nur ein Spielball der Hormone ist, sondern daß sie eben durch die Hormonwirkung bei der Imaginalhäutung eine nicht oder schwer reversible Determination (S. 256) erlebt, so erweisen die oben erwähnten Schnürungsversuche an *Ephesia*, daß schon die Epidermis verpuppungsreifer Raupen nicht gleichmäßig auf den durch das Hormonsystem der Puppenhäutung ausgeübten Anstoß reagiert: einzelne Epidermisbezirke können auch bei stark verminderter Hormonzufuhr die Puparisierung noch durchführen, andere nicht (Fig. 149d). Auch die experimentell erzeugten Mischtypen zwischen Raupe und Puppe zeigen ein unterschiedliches Ansprechen der Epidermisbezirke des Körperstammes und der Anhänge auf die durch *C. allata*-Transplantation herbeigeführten abnormen Hormonsysteme:

Auf Altraupen der Wachsmotte *Galleria* transplantierte junge *C. allata* vermögen eine typische überzählige Raupenhäutung nur herbeizuführen, wenn die Transplantation ganz früh im Altlarvenstadium vorgenommen wird. Später vorgenommene Transplantationen ergeben immer puppenähnlichere Mischtypen zwischen Raupe und Puppe. Diese gleichen z. T. vollkommen den als Ergebnis einer **Prothetelie**, d. h. einer partiell vorschnellen, oder einer **Metathetelie**, d. h. einer partiell verzögerten Entwicklung, aufgefaßten, mit äußeren Flügelanlagen versehenen Larven, die, besonders von Käfern (*Tenebrio* u. a.), aber auch von Schmetterlingen bekannt, sich als Naturfunde oder in Zuchten, anscheinend spontan entstanden, einstellen oder auch durch äußere Einwirkungen (extreme Temperaturen, Fehlen der Umhüllung, Übervölkerung und dgl.) experimentell erzielen lassen. Was aber auch die letzten Ursachen der Entstehung solcher Mischformen sein mögen, die unmittelbare Ursache ist in einer Veränderung des Mischungsverhältnisses der Larval- und Metamorphosehormone zu suchen, die durch genotypisch bedingte oder exogene Hemmung oder Steigerung der Tätigkeit jeder der Hauptkomponenten des inkretorischen Systems eingetreten sein kann.

#### 1.12.2.2.4.2. Die äußeren Bedingungen und ihr Zusammenwirken mit den endogenen Faktoren

Bei der Erwähnung der Prothetelie und Metathetelie (s. oben) stellte sich schon heraus, wie schwierig es ist, Folgen von Änderungen im System der inneren determinierenden Faktoren von entwicklungsändernden Folgeerscheinungen äußerer Einflüsse zu trennen, zumal wenn Änderungen der Erbanlagen (Mutationen) mit in Betracht gezogen werden müssen. Läßt man diese zunächst beiseite, so kann man allgemein feststellen, daß Entwicklungsvorgänge von Außenfaktoren beeinflusst werden, wenn auch in sehr verschiedenem, zuweilen auf Null sinkendem Grad und innerhalb mehr oder weniger ausgedehnter kritischer Perioden.

In Übereinstimmung mit dem, was auf S. 200 über die Keimesentwicklung gesagt wurde, wird zunächst die **Geschwindigkeit des Ablaufs** auch der postembryonalen Vorgänge regelmäßig, im Zusammenhang mit entsprechenden Veränderungen des Stoffwechsels (S. 101, 431) durch Außenfaktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit und Ernährung beeinflusst.

Auf dem Umweg über eine Hemmung der Beweglichkeit (S. 432) können niedrigere Temperaturen die Larven- und Imaginalhäutungen hinauszögern und (unter Umständen abnorm



ausgefärbte) Krüppelbildungen mit vorzeitig ausgehärteten und daher nicht gestreckten bzw. ausgebreiteten Beinen und Flügeln hervorrufen (Fig. 151) oder gar die Häutung überhaupt verhindern. Auch extreme Feuchtigkeitsgrade können Häutungsfehler verursachen.

Die verschiedenen Arten, Stadien und Vorgänge erweisen sich als unterschiedlich beeinflussbar, die Häutungszahl z.B. ist unter den Schmetterlingen nur bei gewissen Arten ernährungs- oder temperaturbedingt (S. 225). Bezüglich des Vor- und Zustandekommens der teilweise völlig umweltstabilen Latenzstadien (S. 516) können Arten einer Gattung, ja selbst Rassen verschieden sein.

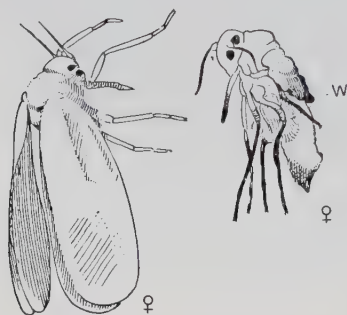


Fig. 151. *Trialeurodes vaporariorum*.

Rechts Kältekrüppel (s. Text) mit abnorm starker Pigmentierung, links normales Tier. (Nach WEBER). W = Wachsbuschel.

Als Beispiele dafür, daß durch exogene, spezifische Entwicklungsreize der Entwicklungsverlauf auch derart abgeändert werden kann, daß Modifikationen des Baues und der Funktionen zustande kommen, mögen außer den oben erwähnten Mißbildungen (Fig. 151) folgende Fälle dienen:

a) Der Einfluß des **Lichts** auf die Ausbildung der Färbung und Form (S. 442, Fig. 249) zeigt, daß exogene Entwicklungsreize auch den Weg über die Sinnesorgane nehmen können.

b) Die **Ernährung** der Jugendstadien wirkt sich nicht nur auf die Körpergröße der Imagines aus (sehr deutlich z.B. bei *Drosophila*), sondern vielfach auch auf die relative Länge der Anhänge, z.B. der Flügel, oder die Ausbildung innerer Organe.

Die qualitativ und quantitativ verschiedene Fütterung der weiblichen Larven der Honigbiene bewirkt sogar die Entwicklung zweier scharf getrennter Weibchenformen (Morphen, Kasten), deren eine, die Arbeiterin, nicht nur fortpflanzungsunfähig, sondern auch äußerlich und vor allem im Verhalten von der anderen, der Königin, verschieden ist. Ähnliche, wenn auch z.T. verwickeltere Verhältnisse finden sich auch bei den anderen staatenbildenden Hautflüglern und den Termiten. Auch das Zustandekommen der Metamorphose ist nur bei für die Insektenart «vollwertiger» Nahrung möglich. So müssen alle Insekten als Ausgangsstoff für die Biosynthese des Ecdyson mit ihrer Nahrung Sterine aufnehmen (S. 250).

c) Auch die **Temperatur** kann die Größe der Imagines, die Länge und die Form der Flügel beeinflussen, ihre Einwirkung auf das System der inneren Faktoren läßt sich aber am besten am morphologischen Farbwechsel und überhaupt an der Ausbildung der Färbung und Zeichnung des Insektenkörpers demonstrieren:

Der beliebteste Gegenstand für Temperaturversuche ist von lange her das Zeichnungsmuster des Schmetterlingsflügels, an dessen Aufbau sich ungleich gestaltete und verschieden pigmentierte Schuppen beteiligen, während die Flügelfläche selbst in der Regel farblos

bleibt. Bei *Ephestia* z.B. kann das Muster nur während einer in die ersten Puppentage fallenden kritischen Periode (S. 247) durch Temperaturreize beeinflusst werden. Lediglich eine allgemeine Verdunkelung des Mustergrundes kann man auch im zweiten Teil der Puppenruhe noch hervorrufen, in der ersten Zeit dagegen kann es zur Aufhellung, zur Verstärkung oder Abschwächung von Binden oder Flecken oder gar zur Entschuppung, seltener zu Lageveränderungen der Zeichnungselemente kommen, wobei die einzelnen Elemente wieder unabhängig voneinander auf Temperatureinflüsse reagieren. Die unterschiedliche zeitliche und allgemeine Einschränkung der Temperaturempfindlichkeit des Flügelmusters bei verschiedenen Schmetterlingsarten ist der äußere Ausdruck für eine ungleich weitgehende, aber stets ausgesprochene Determination der Zeichnung (s. S. 247), bei der offenbar jeweils verschiedene determinierende Faktoren im Spiel sind, u.a. der Verlauf der Flügeladern und ein- oder wechselseitige Nachbarschaftswirkungen der einzelnen Musterbestandteile (zum Musterbauplan s. S. 35). Temperaturbedingt ist zum großen Teil auch die Färbung der amerikanischen räuberischen Pentatomide (Asopine) *Perillus bioculatus*. Sie zeigt ein variables schwarzes, kutikulares Melaninmuster über einem weißen, gelben oder roten Farbgrund (Fig. 152). Das gelbrote Pigment sitzt in der Epidermis, ist Carotin und stammt aus den Beutetieren der Wanze, den Larven des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa*. Bei hoher Temperatur wird das Carotin oxydiert und mit dem Kot entfernt, weshalb die Wanze einen hellen Farbgrund hat. Bei niedrigen Temperaturen wird es in größerer oder geringerer Menge in der Epidermis abgelagert, eine besondere Form der Beseitigung eines sonst unbrauchbaren Stoffes, und die Wanze ist rot. Bei der einheimischen Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* ist das ebenfalls in der Epidermis abgelagerte rote Pigment dagegen ein Speicherstoff (nicht Carotin), der unter ungünstigen äußeren Bedingungen, unter leichter Vergilbung der Grundfarbe, z.T. verbraucht wird. Das Auftreten eines schwarzen Zeichnungsmusters bei *Perillus* zeigt, daß verschiedene Kutikularstellen sich hinsichtlich der Melaninablagerung ungleich verhalten, doch scheint wie in vielen anderen Fällen (Fig. 166) im ganzen der Satz zu gelten, daß niedrigere Temperaturen die Melaninablagerung fördern. Bei *Pyrrhocoris*, die ebenfalls ein schwarzes variables Zeichnungsmuster zeigt, sind die einzelnen Musterelemente Temperaturreizen gegenüber sehr verschieden empfindlich sowohl bezüglich der Lage der Reaktionsmaxima auf der Temperaturskala als auch hinsichtlich des Ansprechens auf verschiedene Reizintensitäten. Gleiche Zeichnungselemente verschiedener Individuen aber reagieren auf verschiedene Reize, Temperaturniedrigungen oder -erhöhungen, Luftabschluß usw. in recht ähnlicher Weise. Die Menge des abgelagerten Melanins hängt unmittelbar von dem Auftreten von Sauerstoff, Tyrosin und Tyrosinase in den Geweben bzw. im Blut (S. 27) und somit vom Stoffwechsel und mittelbar von den Außenfaktoren ab, die ihn beeinflussen. Daß unter diesen die Temperatur an erster Stelle steht, wurde auf S. 152 bereits auseinandergesetzt (vgl. auch S. 431).

Daß der Einfluß der Temperatur und der Außenfaktoren überhaupt je nach der Reaktionsfähigkeit der einzelnen Epidermistteile oder, allgemeiner gesagt, je nach der Determination der Elemente des beeinflussten Systems sich verschieden auswirkt, das haben nun *Perillus*, deutlicher noch *Pyrrhocoris* und am besten der Schmetterlingsflügel gezeigt.

Die inneren Faktoren bestimmen dem allem nach den Entwicklungsverlauf nicht eindeutig, der Erfolg ihres Zusammenspiels hängt vielmehr in verschieden hohem Maße von Außenfaktoren ab, deren Einwirkung sich in der Entstehung von nicht-

Fig. 152: Drei Temperaturmodifikationen der Asopine *Perillus bioculatus*. (Nach KNIGHT).  
a bei hoher, b bei mittlerer, c bei niedriger Temperatur gehalten. Schraffur bedeutet rote, Punktierung gelbe Grundfarbe.



erblichen Varianten, von Modifikationen, kundgibt. Erblisch ist, wie auf S. 145 schon für das Verhalten gezeigt wurde, die artspezifische Aktionsbasis, das Gefüge der inneren Faktoren und die Reaktionsnorm, d.h. die ebenfalls art-eigene Regel, die den von Fall zu Fall verschiedenen Grad der Einwirkungsmöglichkeiten der Außenfaktoren ausdrückt (Umweltlabilität). Da durch **Mutationen** auch das Erbgut verändert werden kann und da das Auftreten von Mutationen innerhalb gewisser Grenzen durch Außenfaktoren (Strahlen, Temperatur) beeinflusst wird, sind auch die Aktionsbasis und Reaktionsnorm weder vollkommen festgelegt, noch unbedingt umweltstabil, und die Möglichkeiten der **Variation** sind deshalb weit umfangreicher als durch die Modifikabilität allein ausgedrückt ist.

Äußerlich, phänotypisch, sind die erblichen, auf Mutationen und Genkombinationen beruhenden Varianten von den Modifikationen nicht zu unterscheiden, es gibt Fälle der Farbvariation, z.B. bei den Coccinelliden und Chrysomeliden, die vollkommen den in Fig. 152 und 166 abgebildeten Varianten gleichen, aber erblich sind, und die häufigen, auf Modifikation beruhenden Mißbildungen der Flügel und anderer Körperanhänge von *Drosophila* können z. T. geradezu als «Phänokopien» bestimmter mutativer Mißbildungen bezeichnet werden, so ähnlich sind sie ihnen. Eine Unterscheidung ermöglicht nur das Experiment, besonders der Kreuzungsversuch.

Dies gilt nicht nur für die häufige **gleitende Variation** (Eunomie, S. 34), bei der die extremen Varianten durch Übergänge miteinander verbunden sind, sondern auch für die selteneren Fälle des **Di- und Polymorphismus**, bei denen zwei oder mehr scharf getrennte Formen (Morphen) innerhalb einer Art zeitlich getrennt oder nebeneinander vorkommen. Ein Beispiel für Dimorphismus innerhalb eines Geschlechts bildet die Honigbiene, bei der es sich um Modifikation handelt, wogegen der Flügelpolymorphismus vieler Wanzen, Zikaden u. a. (flügellos, stummelflüglig, vollflüglig) erblich ist. Dasselbe gilt von manchen Färbungsdimorphismen, wogegen andere, ebenso auffällige, lediglich auf Modifikation beruhen (Sommer- und Frühlingsform von *Araschnia levana-prorsa*, s. S. 443).

Wie der Bau, so unterliegen auch die Funktion der Organe, die Reaktions- und die Gesamtlebensweise der Variation, es gibt also auch physiologische und ökologische Varianten (Rassen), die z.B. in der Stechmücken- und Ameisenforschung neuerdings viel genannt werden. In allen Fällen können die Varianten nebeneinander oder räumlich voneinander mehr oder weniger getrennt, als Ergebnisse geographischer Variation, als geographische Rassen vorkommen. Letztere schließen sich, über ein größeres Gebiet verteilt, zu **Rassenkreisen** oder -ketten zusammen, deren benachbarte Glieder miteinander unbegrenzt fruchtbar sind, während die Endglieder sich oft so voneinander unterscheiden, daß man sie ohne Kenntnis der Übergänge für gute Arten erklären würde und daß sie sich auch nicht mehr fruchtbar paaren.

*Carabus ullrichi* z. B. kommt in zwei Unterreihen, einer nördlich-nordöstlichen und einer südlich-südwestlichen vor. Beide berühren sich im Komitat Baranya und im Wiener Becken, aber nur an diesem Ort sind Bastarde nachzuweisen. Bei den Rassenkreisen *Carabus coriaceus* und *auronitens* wurde eine klimaparallele Veränderung der Körpergröße nachgewiesen, die mediterranen Rassen haben längere Beine und Fühler und einen lebhafteren Metallglanz als die mitteleuropäischen, ein für die Frage der Artbildung wichtiger Hinweis auf die klimabedingte phylogenetische Entstehung derartiger Unterschiede.



### 1.12.3. Die postmetabolen Veränderungen am Insektenkörper

Mit dem Abschluß der Metamorphose ist die Entwicklung nicht beendet, denn auch der imaginale Körper erleidet stets noch bauliche Abänderungen, die unter dem Begriff postmetabole Entwicklung zusammenfaßt und in drei Perioden des Imaginallebens eingeordnet werden können, in die postmetabole Reifungs-, die Geschlechtsperiode und die Periode des Alterns (Seneszenz), die mit dem natürlichen Tod abschließt.

#### 1.12.3.1. Die postmetabole Reifung

1.12.3.1.1. Während bei manchen Formen die hier meist kurzlebige und oft nicht zur Nahrungsaufnahme fähige Imago mit völlig funktionsbereiten **Gonaden** schlüpft (Ephemeropteren, Plecopteren, Zikaden, manche Schmetterlinge, z.B. *Dasychira*), bedürfen bei anderen die Hoden und Ovarien (Termiten), bei anderen wenigstens die Ovarien einer verschiedenen langen **Ausreifung**, ehe sie Keimzellen abgeben können (Tagfalter, viele Dipteren, Homopteren).

Zuweilen (z.B. bei Sphingiden und Bombyciden) genügen dabei die im Fettkörper noch vorhandenen Reservestoffe zur Fertigstellung der Eierstöcke, wobei wie bei den gleich anfangs reifen Formen die Ernährung der Larve den Grad der Eiproduktion bestimmen kann. Sehr häufig ist aber zur Erlangung der Reife ein **Reifefraß** notwendig (Dipteren), oder es werden überflüssig gewordene Organe, wie z.B. die Flugmuskeln bei Ameisenköniginnen, die die Flügel abgeworfen haben, abgebaut, oder es wird gar überschüssiges Sperma resorbiert und zum Eiaufbau verwandt (*Cimex*).

Mit der Ovarreifung verbunden sind oft deutliche **bauliche Abänderungen**, zumal nachträgliches starkes Anschwellen des Hinterleibs (Termitenkönigin, s. Fig. 188 d) oder des ganzen Rumpfes (Sandfloh *Tunga*, Fig. 153, manche Schildläuse) durch Dehnung der Interskleritalthäute (Physogastrie, S. 274). Oft kommt es auch, besonders bei Parasiten, zu einer Einstellung der Bewegungen oder, bei Parasiten (manche Hippobosciden u.a. Dipteren, Fig. 236 b) und den Geschlechtstieren der Termiten, Zorapteren und Ameisen (Fig. 188 d, 191 b, 223 g), zum Abwurf der Flügel.

1.12.3.1.2. Der weitere **Verlauf der Keimzellenproduktion** hängt zunächst von der Funktionsweise der Gonaden ab. Beim Weibchen z.B. können die Eiröhren entweder völlig unabhängig voneinander arbeiten, und es werden dann in bestimmten Abständen einzelne Eier hervorgebracht (viele Homopteren), oder alle Eiröhren arbeiten im gleichen Rhythmus, die Eier werden daher in Schüben produziert und als Gelege abgesetzt, wobei die Eizahl jeweils der Eiröhrenzahl (Küchenschabe) oder einem Mehrfachen davon entspricht. Auch die Gesamtzahl der Eier, die ein Weibchen produziert, hängt von der Eiröhrenzahl und von der Zahl der im Germarium enthaltenen Oozyten ab. Sie schwankt zwischen eins (Sexualis-Weibchen der Rebblaus und anderer Phylloxeriden und Pemphigiden) und vielen Millionen (Termitenkönigin), hält sich im allgemeinen aber weit unter 1000.

1.12.3.1.3. Feste Zahlen lassen sich nicht einmal für bestimmte Arten angeben, denn die **Eiproduktion**, die ja mit einem Verbrauch großer Mengen von Nährstoffen verbunden ist, hängt vom Gesamtstoffwechsel und damit von **Außenfaktoren** verschiedener Art ab, unter denen die Quantität und Qualität der Nahrung (s. S. 450) sowie die Temperatur an erster Stelle stehen. Was die erstere anlangt, so spielt bei kurzlebigen Imagines die Ernährung der Larve, bei langlebigen die Ernährung des Weibchens selbst oder die aller Entwicklungsstadien eine entschei-

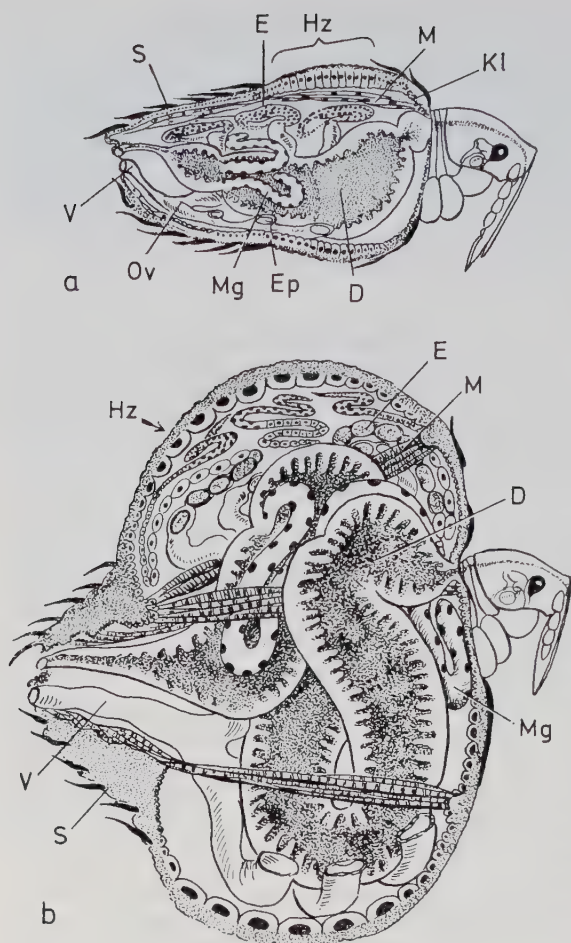


Fig. 153: Postmetabole Veränderungen des Weibchens von *Tunga penetrans*, a junge Imago (Stadium I), b alte Imago (Stadium III) mit stark angeschwollenem Hinterleib und weiter entfalteten inneren Organen. (Nach GEIGY & HERBIG 1949). D = Darm, E = Eiröhre Ep = Epidermis, Hy = hypertrophierende Zone, Kl = Keimlager, M = Muskulatur, Mg = Malpighigefäße, Ov = Ovidukt, S = Abdominalsegment, V = Vagina.

dende Rolle. Die Temperatur übt ihren Einfluß hauptsächlich auf die tägliche Eiziffer, aber auch, mindestens auf dem Weg über die Beeinflussung der Aktivität und der Lebensdauer (s. S. 435 ff.), auf die Gesamtzahl der Eier aus.

Im übrigen hängt die Eiproduktion von inneren Faktoren nicht nur in obigem Sinn und im Sinn einer erblichen Variabilität der Eiziffer ab, sondern auch im Sinne einer Beeinflussung der Ovarien auf hormonalem Weg (s. S. 253).

#### 1.12.3.2. Die Geschlechtsperiode (Fortpflanzungsperiode)

Ungeschlechtliche Fortpflanzung gibt es bei Insekten nur sehr selten und nur in Form der Polyembryonie, d. h. des Zerfalls junger Furchungsstadien in eine größere Anzahl von Tochterkeimen. Diese Erscheinung findet sich bei manchen entparasitischen Schlupfwespen aus den Gruppen der Chalcidoiden (*Encyrtus*, *Litomastix*), der Platygasterinen (*Polygnotus*), der Braconiden (*Macrocentrus*, *Amicroplus*) und bei der Strepsiptere *Halictoxenos*, also bei Formen, deren Keimen aus dem Wirt bzw. dem mütterlichen Körper (*Halictoxenos*) reichlich Nährstoffe zuströmen.

#### 1.12.3.2.1. Von der Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung; Chromosomen

In der Regel ist die Fortpflanzung stets geschlechtlich, und zwar im Normalfall zweigeschlechtlich (getrennt geschlechtlich, s. S. 265), d.h. sie besteht in der Produktion von männlichen und weiblichen Keimzellen, die den Reifungsprozeß, also vor allem die Chromosomenreduktion durchgemacht haben (S. 168, 124) und, indem sie sich bei der Befruchtung vereinigen, den vollen, diploiden Chromosomensatz wiederherstellen. In der Vereinigung eines väterlichen und eines mütterlichen (jeweils haploiden) Chromosomensatzes liegt der Sinn der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung, denn mit dieser Vereinigung werden die in den Chromosomen lokalisierten Erbanlagen (Gene) zweier Individuen kombiniert. Da Mutationen ständig an der Umformung der Erbanlagen arbeiten, wird dadurch die Möglichkeit günstiger Neukombinationen und ihre Erhaltung durch Auslesewirkung der Umgebung geschaffen, während nicht lebens- oder konkurrenzfähige Kombinationen ausgemerzt werden. Es ist demnach selbstverständlich, daß an der Variabilität der Arten die Kombination einen erheblichen Anteil hat und daß Auslese und Ausmerzungen bei der Entstehung der geographischen Rassen, der Rassenkreise und Arten ausschlaggebend sind (S. 260).

Dabei kommt es öfters vor, daß das der Beobachtung unterliegende variierende Merkmal mit den ausmerzenden und auslesenden Umweltfaktoren nur mittelbar zu tun hat, indem mit ihm erbliche Varianten der Reaktionsweise gekoppelt sind, die z.B. für die Erhaltung der Form in einem bestimmten Gebiet wesentlich sind. Bei dem Wasserläufer *Gerris asper* ist die kurzflügelige Form weniger empfindlich gegen Kälte und kann daher weiter nach Norden vordringen als die vollflügelige Form, die auch weiter südlich in kalten Jahren gegenüber der kurzflügeligen zurücktritt (Dimorphismus).

Zahl und Form der Chromosomen sind von einigen Tausend Insekten bekannt (Fig. 154). Wieviel DNS (= Desoxyribonukleinsäure) die einzelnen Kerntypen enthalten (ausgedrückt in picrograms =  $g^{-12}$ ), ist erst bei etwa 25 Insektenarten festgestellt worden. Die haploide Chromosomenzahl ( $n$ ) schwankt bei den Insekten von 2 (Simuliidae, Chironomidae, einige Phthiraptera und Schildläuse, z.B. *Icerya purchasi*) bis 190–191 bei dem spanischen Bläuling *Lysandra nivescens*. Die Schmetterlinge haben in der Regel viele, die Dipteren nur wenige Chromosomen (siehe auch S. 176). Bei den Orthopteren sind die Chromosomen verhältnismäßig groß, bei Thysanopteren und Phthirapteren sehr klein. Bei den Insekten kommen zwei verschiedene Chromosomentypen vor: monozentrische (besonders bei Coleopteren, Hymenopteren und Dipteren) und holozentrische (hauptsächlich bei Hemipteren und Lepidopteren). Bei ersteren ist ein einziges Zentromer (Kinetochor) am Chromosom vorhanden. Es erscheint morphologisch als eine Einschnürung am Chromosom und bildet die Ansatzstelle für die Teilungsspindel. In der Anaphase wird diese Stelle vorgezogen, wodurch das Chromosom geknickt wird und eine V- bzw. L-förmige Gestalt erhält. Das Zentromer sitzt nämlich bei den metazentrischen Chromosomen etwa in der Mitte und bei den akrozentrischen Chromosomen näher einem seiner Enden. (Telozentrische Chromosomen, bei denen das Zentromer an einem Ende sitzt, scheinen bei den Insekten nicht vorzukommen.) Die holozentrischen Chromosomen werden in ihrer ganzen Länge gleichmäßig zum Teilungspol gezogen. Es ist noch nicht geklärt, ob bei diesen Chromosomen zahlreiche Zentromere in gleichen Abständen entlang ihrer ganzen Länge angeordnet sind, oder ob von ihnen eine diffuse zentromere Aktivität aus-



geht. Bei den einen Insektenarten kommt immer nur ein Chromosomentyp vor, bei anderen aber auch beide Typen gemischt.

Die Form homologer Chromosomen ist gleich. Im diploiden Kern finden sich daher – mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen (s. S. 266) – normalerweise immer ein Paar gleich aussehender Chromosomen (Fig. 154). Da in der Regel mehr Gene als Chromosomen vorhanden sind, müssen mehrere Gene auf einem Chromosom liegen. Sie erscheinen im Vererbungsexperiment gekoppelt. Die Anordnung der Mehrzahl der Loci gleicher oder alleler Gene auf den homologen Chromosomen ist gleich (Parasyndese). Bei der Konjugation homologer Chromosomen ziehen sich die Loci gleicher Gene an. Dabei kann es zum Austausch korrespondierender Abschnitte der Chromosomen kommen (Crossing over). Der linearen Anordnung der Gene entsprechend läßt sich in bestimmten Entwicklungsphasen auch eine lineare Gliederung des Chromosoms in durch verschieden gute Färbbarkeit unterscheidbare eu- und heterochromatische Abschnitte erkennen (s. S. 265). Das Euchromatin ist der Hauptträger der Gene und wird im Arbeitskern (Interphasekern, Ruhekern) zu lichtmikroskopisch nicht mehr wahrnehmbaren Fäden entspiralisiert, während das Heterochromatin meistens mehr oder weniger sichtbar bleibt. Die im Metaphasenchromosom verdoppelt vorkommenden Chromosomenarme werden je von mindestens einem stark aufgewickelten Faden durchzogen und erfüllt. Diese Chromatinstruktur bezeichnet man als Chromatide.

Wenn auch die Form der Chromosomen normalerweise konstant ist, so können die Chromosomen doch ihre Formen ändern, d. h. es können Chromosomenbaumutationen auftreten. So können die Loci durch Drehung eines Chromosomen- oder Chromatidenstücks aus ihrer normalen Stellung gebracht werden (Inversionen). Die Chromosomen können aber auch durch abnormale Streckung an der Teilungsspindel, unter Einwirkung chemischer Einflüsse oder auch spontan aus bisher noch nicht bekannten Gründen zerbrechen. Die Bruchstellen suchen sich dann mit Bruchstellen anderer Chromosomen wieder zu vereinigen, wodurch die Reihenfolge der Gene auf den Chromosomen geändert wird. Es kommt zu intra-chromosomalen Translokationen, durch Verschmelzung der Bruchstücke homologer Chromosomen und zu interchromosomalen Translokationen durch Verschmelzung der Bruchstücke nichthomologer Chromosomen. Im Vererbungsexperiment wirken sich diese Translokationen als Änderung der Genkoppelungsgruppen aus. Bei den interchromosomalen Translokationen kann es auch zur Entstehung von Gonen mit Ausfällen (Deficiencies) oder Verdoppelungen (Duplikationen) kommen. Bei *Drosophila* werden etwa 350 Millionen Inversionen und etwa viermal so viele Translokationen geschätzt. Viele der Chromosomenbaumutationen sind für die Zelle oder das Individuum letal. Andere sind lebensfähig und ergeben dann einen neuen Kerntypus. Wenn in einer Population zwei verschiedene Kerntypen vorkommen, spricht man von einem chromosomalen Polymorphismus. Die Kerntypen können so im Laufe der Evolution verschiedene

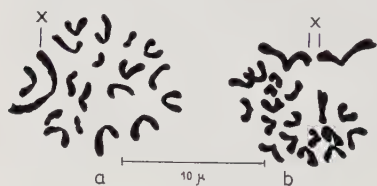


Fig. 154: Chromosomen der Mantide *Acanthops*, a Männchen, b Weibchen. (Nach HUGHES & SCHRADER 1950).

x = Heterochromosomen.

Änderungen erfahren. Geographische Insektenrassen unterscheiden sich häufig zytologisch in Chromosomenzahl und -anordnung, so hat z.B. die australische Feldheuschrecke *Keyacris scurra* in Neu-Süd-Wales eine östliche und westliche Rasse, die eine mit  $2n\sigma = 15$ ,  $2n\varphi = 16$  und die andere mit  $2n\sigma = 17$ ,  $2n\varphi = 18$ . Darunter gibt es noch eine Anzahl lokaler Mikrorassen, die durch unterschiedliche Häufigkeit verschiedener Inversionen charakterisiert werden.

Die somatischen Zellen verlieren im Gewebe ihre Fähigkeit, sich durch Mitosis zu teilen und werden durch Chromosomenvermehrung ohne Kernteilung (Endomitosis) (endo)polyploid. Solche Zellen sind vor allem aus den Speicheldrüsen von *Gerris*, den Spinndrüsen von Schmetterlingen und Trichopteren und dem Ileumepithel von Stechmückenlarven bekanntgeworden. Außerdem zeigt das meiste Gewebe der Imagines Endopolyploidie. Es besteht oft aus einem Mosaik von großen und kleinen Zellen verschiedener Polyploidiegrade (mixoploides Gewebe). In einem Spezialfall der Endomitose vermehren sich die Chromatiden durch fortgesetzte Zweiteilung um ein Vielfaches ohne Verteilung auf selbständige Tochterchromosomen. Dadurch entstehen vielfädige Bündel von extrem gestreckten Einzelchromosomen (polytane Chromosomen, Riesenchromosomen), wie sie in den Speicheldrüsen von Dipterenlarven am größten und klarsten konstruiert ausgebildet sind. Auch in den Zellen von Malpighigefäßen und Fettkörper oder anderer spezialisierter Organe sind sie zu finden. Da sich die ursprünglich getrennten homologen männlichen und weiblichen Chromosomen paarweise eng aneinandergelegt haben, treten die Riesenchromosomen immer nur haploid auf. Sie sind für die Vererbungsforschung von großer Bedeutung geworden, weil ihr hochdifferenzierter Aufbau aus stark färbbaren Querbändern mit viel DNS und abwechselnd damit schwächer färbbaren Zwischenstücken für das Studium der linearen Zuordnung der Gene an bestimmte Loci im Chromosom besonders gut geeignet ist. Man kann an ihnen im Mikroskop die vom Genetiker aus seinen Kreuzungsexperimenten gefolgerten theoretischen Schlüsse wie Genausfall (Deficiency), Genverdoppelung (Duplikation), Inversionen und Translokationen als entsprechende Abweichungen im Bänderaufbau sehen und die Genaktivität durch Auftreten von Anschwellungen bestimmter Bänder, der durch Hormone ausgelösten Puffbildungen, studieren, wobei an diesen Stellen die Gensubstanz (DNS) aktiviert wird und zur Synthese von RNS (Ribonukleinsäure) führt, die als erste Molekülarart die von der DNS ausgehenden genetischen Informationen übernimmt und weiterleitet (Informations-, Matrizen-, Boten- oder messenger-RNS = mRNS).

Die Bedeutung der Chromosomen für die Vererbung kann hier so wenig behandelt werden wie die Genetik überhaupt, der Insekten (*Drosophila*, *Ephestia*) als besonders wichtige Versuchstiere dienen. Es muß auf die zahlreichen Leitfäden und Lehrbücher der Vererbungslehre verwiesen werden.

#### 1.12.3.2.2. Die Geschlechtsbestimmung

Ein Beispiel für den Mechanismus der Vererbung und die Rolle, die die Chromosomen dabei spielen, ist die Bestimmung des Geschlechts, soweit sie rein genotypisch ist, d.h. auf Erbfaktoren beruht, die in ihrer Auswirkung umweltstabil sind. Sie haben ihren Sitz in bestimmten Chromosomen, die als Geschlechtschromosomen oder Heterochromosomen im Gegensatz zu den übrigen, den Autosomen, bezeichnet werden.

Die Geschlechtschromosomen bilden eine Ausnahme von der sonst gültigen Regel, daß, als Folge des Zusammentretens zweier gleicher haploider Chromosomensätze

bei der Befruchtung, jede Chromosomenform im diploiden Satz doppelt, paarweise auftritt. Allerdings machen sie diese Ausnahme nur bei einem Geschlecht, in der Regel beim Männchen (männliche Heterogametie). Folgende Fälle sind zu unterscheiden:

a) **X-O-Typ** (Fig. 155a): Das ♂ besitzt ein unpaares X-Chromosom, an dessen Stelle beim ♀ ein Paar gleicher X-Chromosomen auftritt, das sich auch bei den Reifungsteilungen durch abweichendes Verhalten auszeichnet. Bei der Reduktionsteilung bekommt nur jedes zweite Spermium ein X-Chromosom und wird so weibchenbestimmend, da die reife Eizelle stets das X-Chromosom besitzt. Die Spermien ohne X geben bei der Befruchtung Männchen. Dies Verhalten zeigen z.B. die meisten Orthopteroideen, Homopteren, einige Heteropteren und Dipteren, die Odonaten, die meisten Plecopteren und Copeognathen. Bei Lepidopteren, Trichopteren und einigen Dipterengattungen ist weibliche Heterogametie nachgewiesen, d.h. das ♀ hat das einzelne X-Chromosom, das ♂ das Paar.

b) **X-Y-Typ** (Fig. 155b): Das ♂ besitzt statt eines Paares gleicher X-Chromosomen, die das ♀ kennzeichnen, ein X- und ein Y-Chromosom, die verschieden gestaltet sind oder sich sonstwie ungleich verhalten. Die Spermien, die bei der Reduktionsteilung das X-Chromosom mitbekommen, sind weibchen-, die mit dem Y-Chromosom männchenbestimmend. Dieser Fall kommt bei den meisten Heteropteren, Dipteren, Coleopteren, einigen Orthopteroideen und mindestens manchen Planipenniern vor.

Die Heterochromosomen können sich von den Autosomen durch ihre Größe (Fig. 154), ihr Verhalten bei der Meiose (sie sind den Autosomen voraus: Präzession z.B. bei der Feldgrille, *Gryllus campestris*, oder hinter ihnen zurück: Sukzession) oder im Arbeitskern (Ausbildung eines juxtanukleären Bläschens in der Telophase) und ihre Färbbarkeit (bei negativer Heteropyknose ist ihr Chromatin weniger, bei positiver stärker färbbar als das der Autosomen) unterscheiden. Kompliziert wird der Mechanismus, wenn die Geschlechtschromosomen durch eine mehr oder weniger große Zahl von Genen ersetzt werden (multiple Heterochromosomen). Es kommt dann zu Typen wie  $X_nO$ ,  $X_nY$ ,  $X_nY_n$ ,  $XY_n$  usw. Der Tenebrionide *Blaps polychresta* z.B. besitzt 24 X-Chromosomen. Im einfachsten Fall verhält sich die gesamte Heterochromosomengruppe wie eine Einheit. Sie dürfte wohl durch Fragmentation aus ursprünglich einem Heterochromosom entstanden sein (z.B.

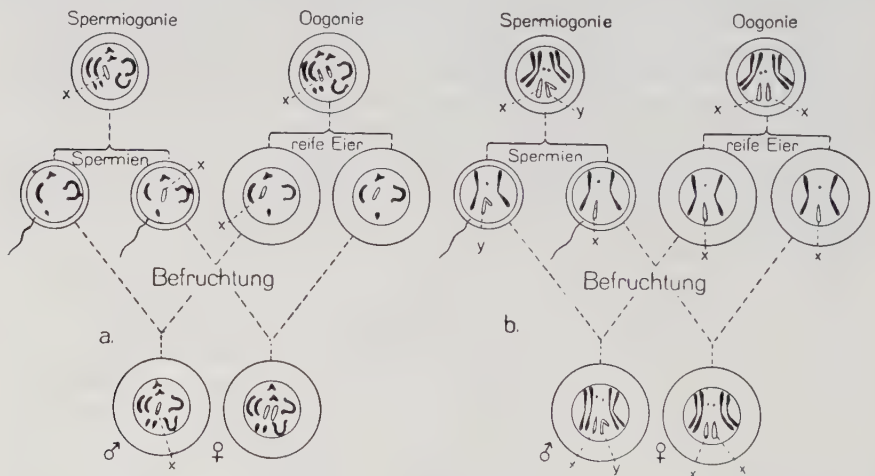


Fig. 155: Schemata der Geschlechtsbestimmung. Männliche Heterogametie. a X-O-Typ, b X-Y-Typ. Näheres s. Text.



bei einigen Heteropteren). Andererseits können aber auch aus Autosomen neue Heterochromosomen entstehen. So findet man z.B. bei den Männchen primitiver Mantiden einen ursprünglichen Chromosomensatz XO, bei stärker abgeleiteten Arten erfolgt eine reziproke Translokation zwischen einem X-Chromosom und einem Autosom, d.h. ein X-Chromosom und ein Autosom zerfallen in je zwei Teile und tauschen den entsprechenden Teil miteinander aus. Es entstehen dadurch zwei Geschlechtschromosomen ( $X_1$  und  $X_2$ ) mit verschiedener (heterogener) Chromatinstruktur. Der Partner des zerbrochenen Autosoms kann sich nun nicht mehr paaren, da kein homologes Chromosom mehr vorhanden ist, und wird dadurch zu einem neuen Heterochromosom, Neo-Y-Chromosom. Der Geschlechtschromosomentyp ist jetzt  $X_1X_2$ Neo-Y.

Bei *Drosophila* hängt die Geschlechtsbestimmung von dem Gleichgewicht zwischen weibchendeterminierenden Genen im X-Chromosom und männchendeterminierenden Genen in Autosomen ab. Normalerweise ist das Verhältnis von X-Chromosom zum haploiden Satz der Autosomen beim Weibchen 1 und beim Männchen 0,5. Individuen mit 2 X und 3 haploiden Autosomensätzen, bei denen  $X:A = 0,67$ , sind Intersexe. Das Y-Chromosom hat keine direkte Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung. Individuen mit 1 X und keinem Y (= XO-Fliegen) sind sterile Männchen mit abnormer Spermatogenese. Erfolgreiche Spermatogenese findet nur bei Anwesenheit bestimmter Faktoren im Y-Chromosom statt. Bei *Bombyx mori* dagegen ist jedes Individuum mit 1 Y-Chromosom ein Weibchen und ohne Y-Chromosom ein Männchen.

Das Geschlecht des werdenden Keimes ist somit von der Befruchtung ab in der Regel festgelegt, weshalb eine Modifikation durch Außenfaktoren nicht möglich ist. Trotzdem ist die Festlegung nicht unbedingt eindeutig, wie das Vorkommen abnormer Zwitter, der Gynandromorphen und der Intersexe zeigt.

Leicht verständlich ist der **Gynandromorphismus**, der in einem Nebeneinander scharf abgegrenzter, vielfach auf die beiden Körperhälften verteilter männlicher und weiblicher sekundärer (und primärer) Geschlechtsmerkmale besteht. Er beruht auf ungleicher Verteilung der Geschlechtschromosomen bei den Furchungsteilungen.

**Intersexualität**, gekennzeichnet durch ein regelloses, oft im Verlauf der Entwicklung bis zur Verdrängung der einen durch die anderen gesteigertes Durcheinander männlicher und weiblicher Charaktere, scheint nach Untersuchungen an Schmetterlingen (Psychiden, *Lymantria*) als Resultat der Kreuzung verschiedener Sexualrassen zustande zu kommen: Die Kreuzungsprodukte sind hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung so umweltlabil, daß verschiedene Organe und Organbezirke unter dem Einfluß von Außenfaktoren ungleiche primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale ausbilden können. So kann es zu mosaikartiger Ausbildung scharf voneinander abgegrenzter weiblicher und männlicher Bezirke



Fig. 156: Intersex von *Lymantria dispar*, entstanden durch Kreuzung der europäischen mit der japanischen Rasse. (Foto: H. HINNERS, Hamburg). Siehe auch Fig. 157c.

z.B. in der Haut oder den Geschlechtswegen kommen, da die einzelne Zelle im kritischen Augenblick entweder männlich oder weiblich determiniert werden kann, aber nicht zu einem Zwischenzustand, und da deshalb auch alle ihre Abkömmlinge weiblich oder männlich bestimmt sind (Fig. 156).

Im Normalfall sind die primären und die sekundären Geschlechtsmerkmale einschließlich der des Verhaltens weder durch Außenfaktoren noch durch **Gonadenektomie** (Kastrieren) oder **-verpflanzung** zu irgendeiner Zeit zu beeinflussen, die Gonaden wirken nicht als Hormondrüsen auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale ein.

Das **Zahlenverhältnis der Geschlechter** ist durch den Zufall bestimmt, der bestimmte Spermien mit den Eiern zusammenbringt, und der Wahrscheinlichkeit nach 1:1. Es kann sich dadurch verschieben, daß die Jugendstadien beider Geschlechter verschiedene Ansprüche an die Nahrung stellen oder aus anderen Gründen verschiedene Sterblichkeit aufweisen (s. auch Parthenogenese, S. 274) oder (bei *Talaeporia* mit heterogametischen ♀♀ und homogametischen ♂♂) bei der Reduktionsteilung hohe Temperatur die Wanderung des X-Chromosoms in den Eikern und tiefe Temperatur die in den Richtungskörper begünstigt.

#### 1.12.3.2.3. *Der Gonochorismus*

Die meisten Insekten zeigen getrenntgeschlechtliche Fortpflanzung (Gonochorismus), d.h. die beiderlei Keimzellen werden von verschiedenen Individuen, den Männchen und den Weibchen, hervorgebracht.

##### 1.12.3.2.3.1. *Sexualdimorphismus*

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich in der Regel nicht nur durch den verschiedenen Bau der inneren und äußeren Geschlechtsorgane (primäre Geschlechtsmerkmale), sondern auch durch sekundäre Geschlechtsmerkmale (sek. Sexualcharaktere), d.h. durch unterschiedliche Ausbildung anderer Organe und Körperteile. So entsteht ein (genotypisch bedingter, s. oben) mehr oder minder ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus als äußerer Ausdruck für die verschiedenen Aufgaben der Geschlechter:

Das ♀ ist meist plumper gebaut und weniger beweglich als das ♂, im Zusammenhang mit dem oft sehr bedeutenden Umfang der Eierstöcke und der dadurch bedingten Schwellung des Abdomens (Fig. 157c). In der Regel ist das ♀ auch im ganzen größer (Fig. 157a), umgekehrtes Verhalten findet sich seltener, z.B. bei Lamellicorniern (Fig. 157b). Die geringere Beweglichkeit des ♀ prägt sich häufig in einer schwächeren Entwicklung der Fortbewegungsorgane, zumal der Flügel aus, die vielfach stummelförmig sind oder ganz fehlen, z.B. bei gewissen Lymantriinen (*Orygia*), den Frostspannern und den Psychiden, bei den Schildläusen (Fig. 157a), manchen Käfern (Lampyriden) u.a. Bei parasitischen Formen kommt es vielfach (Diaspididen unter den Schildläusen, Stylopiden unter den Strepsipteren) beim ♀ zu einer völligen Rückbildung auch der Beine und der typischen Sinnesorgane (Komplexaugen, Antennen), während das ♂ gerade die Fortbewegungs- und Sinnesorgane in hoher Vollendung zeigt (Coccinen, Fig. 157a, Strepsipteren, Fig. 219), dafür aber die Ernährungsorgane im Imaginalleben nicht gebraucht und während der Metamorphose mehr oder minder vollständig zurückbildet. Umgekehrt ist zuweilen das ♂, dem das Aufsuchen der Weibchen aus irgendwelchen Gründen besonders erleichtert ist, stummelflügig oder flügellos, während das ♀, das sich zur Eiablage vom Wohnplatz entfernt, voll beweglich ist (manche Plecopteren, Feigenwespen). Neotenie des ♀ s. S. 222, sekundäre Kopulations- und Klammerorgane des ♂ s. S. 273.

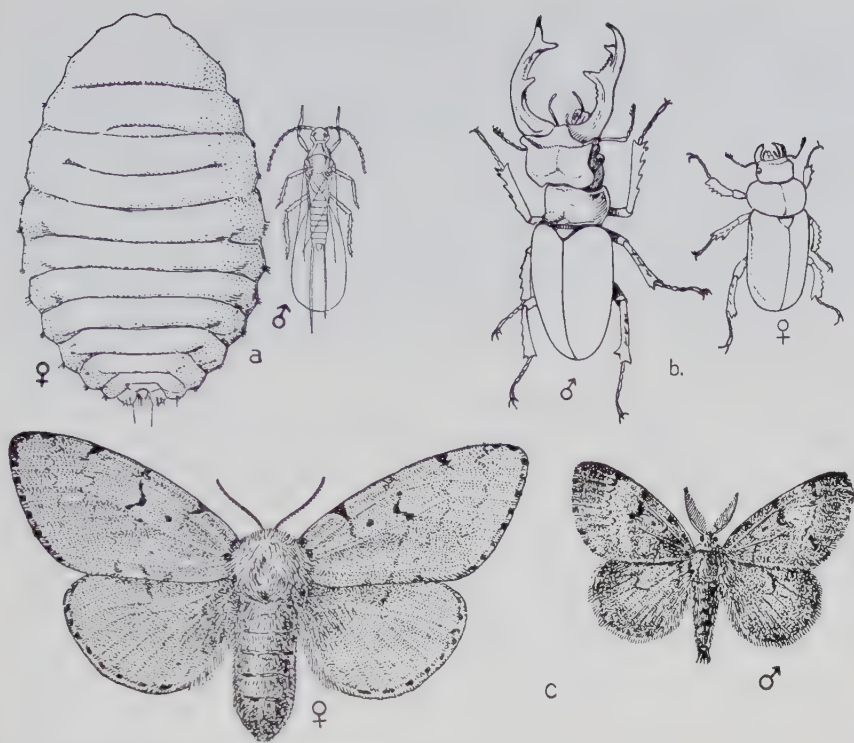


Fig. 157: Beispiele für Sexualdimorphismus. a *Planococcus citri*, b *Lucanus cervus*, c *Lymantria dispar* (a nach BERLESE, b und c nach BOGDANOV-KATJKOV).

Von den im vorstehenden, schon in Verbindung mit anderen erwähnten Unterschieden kommen manche auch isoliert vor. So können die Komplexaugen des ♂ größer (Bienen) oder feiner differenziert sein als die des ♀ (Doppelaugen mancher Ephemeropteren- [Fig. 177] und Dipterenmännchen), die Antennen sind bei Nachtfaltermännchen stärker gekämmt als bei ♀♀ (Fig. 157c), die Organe der Nahrungsaufnahme vielfach beim ♀ mit seinem starken Nahrungsbedarf besser entwickelt als beim ♂. So sind z.B. bei den Culiciden die ♀♀ allein Blutsauger, die ♂♂ ernähren sich nur von Blütensäften und besitzen dementsprechend keine vollständige Mundbewaffnung. Verschiedenheiten bestehen endlich in der Ausbildung der als sexuelle Lock- und Reizmittel dienenden Drüsen und in den «Schmuckmerkmalen» (ornamentale Geschlechtscharaktere), den Formtrachtunterschieden, die z.B. bei Wanzen und Käfern (Hörner bei den ♂♂ von Plataspiden, Fig. 206a und Lamellicorniern, vergrößerte Mandibel bei *Lucanus*-♂♂, Fig. 157b), und den Färbungsunterschieden, die bei Schmetterlingen, aber auch bei anderen Gruppen häufig sind (Schillerfalter *Apatura*, Aurorafalter *Euchloë*, Bläulinge, viele Nachtfalter, Fig. 157c).

Eine Zweckdeutung dieser Schmuckmerkmale ist nur in seltenen Fällen möglich (Mandibeln der Hirschkäfermännchen als Waffen in den Kämpfen der ♂♂). Die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl reicht z.B. für die Erklärung der Farbenunterschiede der Geschlechter mindestens bei solchen Formen nicht aus, bei denen sich im Versuch nachweisen läßt, daß die ♀♀ keineswegs die «schönen» ♂♂ bevorzugen, sondern offenbar lediglich ihrem Geruchssinn folgen (*Lymantria*



*dispar*, Fig. 157c, und andere Schmetterlinge). Es bleibt dann zunächst nur die Feststellung, daß im allgemeinen, wie bei den Vögeln, das ♀ unauffälliger gefärbt und geformt ist als das ♂ und daß sich diese Tatsache für die Erhaltung der Art als günstig erweisen kann, da von der Erhaltung des ♀ die Erhaltung der Nachkommenschaft in höherem Maße abhängt, als von der des ♂.

Wenigstens für manche Färbungsdimorphismen lassen sich **Unterschiede in der Intensität des Stoffwechsels der Geschlechter** verantwortlich machen, die bereits in einer verschiedenen Färbung des Blutes zum Ausdruck kommen können (viele Schmetterlinge, grün beim ♀, farblos beim ♂). Sowohl bei den Pterinen der Pieriden (*Gonepteryx* z.B.) und gewisser Hymenopteren (*Philanthus*) wie bei den Ommatinen mancher Libellen (*Sympetrum* u.a.) führt das ♀ das Pigment in der oxydierten Stufe (weißes Leukopterin bzw. gelbbraunes Ommatin), das ♂ in der reduzierten Stufe (gelbes Xanthopterin bzw. rotes bis rotbraunes Ommatin).

### 1.12.3.2.3.2. Die Geschlechtstätigkeit

Die Besamung findet bei den Insekten stets im weiblichen Körper statt, das Sperma muß also durch eine Begattung (Kopulation) in die weiblichen Geschlechtswege gebracht werden.

Die Sexualinstinkte, die zur Kopulation führen, sind, wie die Geschlechtsmerkmale überhaupt, genotypisch bestimmt, Kastrierung oder Gonadenüberpflanzung ändert an ihnen nichts. Dementsprechend sind ♂♂ mit nicht ausgereiften Hoden oft kopulationsbereit, ♀♀ mit unreifen Ovarien sogar sehr häufig kopulationsfähig, da das Sperma bis zur Ausbildung legefertiger Eier im Receptaculum bleiben kann.

Die Zeit der Geschlechtsbetätigung ist gekennzeichnet durch eine Gleichgültigkeit vor allem des aktiven Partners anderen als den vom Geschlechtspartner ausgehenden Reizen gegenüber, m.a.W. durch eine Einklinkung in den Geschlechtskreis (S. 143). Gewöhnlich ist bei der **Partnersuche**, die oft durch Zusammenscharen (Schwärmen) der geschlechtsreifen Tiere oder der ♂♂ allein erleichtert wird (Schwärme bei Ephemeropteren und vielen Nematoceren), das ♂ der aktive Teil, der mit Hilfe der Augen, durch Schall- oder Geruchsreize geleitet das ♀ auf größere Entfernungen hin auffindet.

Für die Anlockung der ♂♂ und die Auslösung des Paarungsverhaltens durch optische Schlüsselreize wurden auf S. 143 Beispiele gegeben. Bei Culiciden und Chironomiden, bei denen die ♂♂ schwärmen, dringen die ♀♀ einzeln in den Schwarm ein und locken durch ihren artspezifischen Flugton ♂♂ an, für die dieser Ton, mittels der Antennen wahrgenommen (S. 120), akustischer Schlüsselreiz ist. Die zu den Pheromonen (s. S. 478) gehörenden Sexuallockstoffe, die das ♀ vieler Insekten, z.B. der Lasiocampiden und der Bombyciden, aus Drüsen entsendet, sind in so großer Verdünnung wirksam und in so hohem Grade artspezifische Schlüsselreize, daß sie den ♂♂ das Auffinden artgleicher ♀♀ aus weiter Entfernung ermöglichen, das Paarungsverhalten in Gang bringen und damit die Bastardierung verschiedener Arten verhindern helfen, die übrigens vielfach schon durch den selbst bei nah verwandten Arten verschiedenen Bau der Kopulationsorgane oder dadurch vermieden wird, daß die Bastarde sich nicht voll entwickeln oder unfruchtbar bleiben.

Der Sexuallockstoff des Seidenspinners, das Bombykol, war das erste Pheromon, das (nach Verarbeitung von 500000 Duftdrüsen in einer Ausbeute von 10 mg) in kristallisierter Form gewonnen werden konnte. Es ist das 10-*trans*-12-*cis*-Hexadecadien-1-ol:



Ein mit einer Lösung von  $10^{-12}$   $\mu\text{g/ml}$  Bombykol befeuchteter Glasstab zeigt noch für die ♂♂ von *Bombyx mori* eine deutliche Lockwirkung.

Seltener ist das ♀ der suchende Teil: Bei den Hepialiden wird es vom Sexualduft des ♂ angezogen, bei den stridulierenden Saltatorien durch die vom ♂ erzeugten Töne.

Die Duftdrüsen des ♂, die sehr häufig bei Schmetterlingen, aber auch bei Schaben, manchen Dipteren (Psychodiden) und Käfern vorkommen, sondern in der Regel Stoffe aus, die geeignet sind, als **Werbemittel** (Reizmittel) zu dienen, d.h. das zunächst gleichgültige ♀ geschlechtlich zu aktivieren, d.h. es in den Geschlechtskreis einzuklinken. Im gleichen Sinn sind die tropfenförmigen Gebilde aus erhärtetem Labialdrüsensekret zu deuten, die das ♂ von *Panorpa* abgibt und die vom ♀ gefressen werden, ferner die Darbietung von Nahrung (tote Fliegen) durch die ♂♂ mancher Empiden (*Hilara borealis*) und schließlich das auch nach der Anlockung fortgesetzte Stridulieren der Saltatorien-♂♂ sowie das Trommeln der männlichen Zikaden (s. S. 394).

Nicht selten beklopft das ♂ seine Partnerin mit den Antennen oder führt andere, mit Berührungen verbundene Bewegungsfolgen aus, **Balzspiele**, die sich als Balztänze am Boden (z.B. Copeognathen) oder als Balzflüge in der Luft abspielen können (Schmetterlinge). Auch das Schwärmen der Culiciden-♂♂ ist in diesem Zusammenhang nochmals zu erwähnen, und die Empiden zeigen z.T. eine Umbiegung der ursprünglich vorhandenen Sitte des Darbietens von Nahrung dergestalt, daß sie statt der (bei *Hilara maura* eingesponnenen) Fliege nur noch einen Gespinstschleier oder -ballon mitschleppen, der Beutereste enthalten kann, aber dem ♀ nicht überlassen wird (*Rhamphomyia poplitea*, *Hilara sartor*).

Bei der **Begattung** (Kopulation) wird im **typischen Fall** der aufgerichtete und gegebenenfalls ausgestülpte Penis in die Geschlechtsöffnung des ♀ eingeführt. Dringt er wenigstens bis zu Mündung des Receptaculum vor und entleert das flüssige Sperma unmittelbar in das letztere, wie das z.B. bei den Hemipteren geschieht, so spricht man von direkter Spermaübertragung. Wird das Sperma dagegen nur in die Vagina oder in die Bursa copulatrix gebracht, von wo aus sich die Spermien dann ihren Weg ins Receptaculum selbst suchen, so liegt indirekte Spermaübertragung vor.

Dabei können **freie Spermien** übertragen werden, wie z.B. bei *Drosophila*, oder es können, wie das z.B. bei Saltatorien, Copeognathen, Megalopteren, Planipenniern, Lepidopteren und vielen Coleopteren die Regel ist, Samenpatronen (Spermatophoren) in die weiblichen Geschlechtswege geschoben werden.

Die **Spermatophore** besteht aus einer Kapsel, die, aus erhärtetem Sekret von Anhangsdrüsen des männlichen Geschlechtsapparats gebildet, eine Spermienmasse einschließt. Sie wird entweder vom Penis ganz in die Bursa copulatrix eingeführt (Lepidopteren, viele Coleopteren), oder sie wird lediglich in eine Genitalkammer gesteckt, der sie sich in der Form anpaßt (*Dytiscus*) oder in der sie durch besondere Fortsätze sich verankert (Saltatorien, Fig. 158). Im letzteren Fall dringt der Penis gar nicht bis zur Geschlechtsöffnung vor, er zeigt bei den Saltatorien Reduktionserscheinungen. Die Entleerung der Spermatophoren erfolgt in der Regel durch Quellung bestimmter Teile ihrer Wand oder ihres Inhalts (DrK in Fig. 158), die Spermien werden dadurch ausgepreßt und gelangen schließlich ins Receptaculum. Auch die Wände der Bursa können indessen (z.B. bei den Lepidopteren) einen Druck auf die Spermatophore ausüben (s. S. 394).

**Ungewöhnliche Begattungsformen.** Die oben erwähnten Saltatorien, deren Penis Rückbildungserscheinungen zeigt und nicht in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird, leiten zu Formen über, bei denen der Penis überhaupt fehlt oder nicht in der üblichen Weise arbeitet.

Im ersten Fall kann das ♂ einfach seine Geschlechtsöffnung an die des ♀ pressen (Plecopteren, Embiidea), oder das Sperma wird in Form von Tröpfchen (Machiliden) oder einer dünnwandigen «Spermatophore» (Collembolen) an oder auf einem an die Unterlage

gehefteten Sekretfaden abgesetzt und vom ♀ mit der Geschlechtsöffnung abgestreift. Schließlich können auch unechte (sekundäre) Kopulationsapparate ausgebildet sein, die die Spermaübertragung besorgen (Libellen, S. 316).

Das Strepsipteren-♂ besitzt zwar einen Penis, stößt ihn aber im Zusammenhang mit der Leibeshöhlenträchtigkeit (S. 280) an beliebiger Stelle (Mengenilliden) oder ausschließlich durch die ventrale Membrana cephalothoracica (Stylopiden) in den weiblichen Körper.

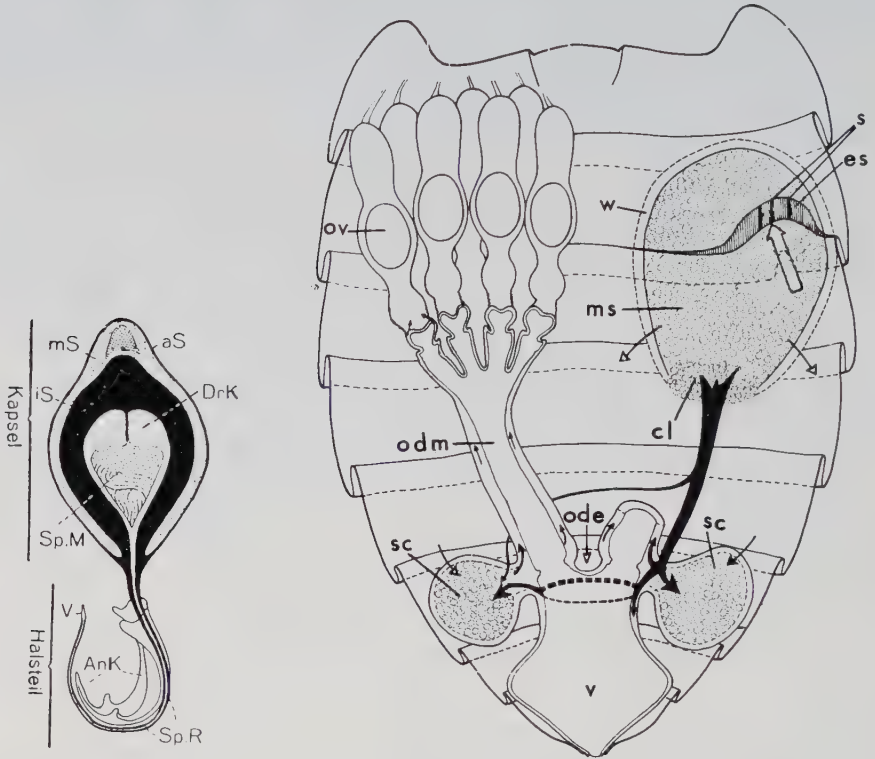


Fig. 158: Schematischer Längsschnitt durch eine **Spermatophore** von *Gryllus campestris*. (Nach REGEN).

Ank = Anker, aS = Außenschicht, DrK = Druckkörper, quillt durch Entziehung von Wasser aus mS, iS = Innenschicht, mS = Mittelschicht (wasserhaltig), SpM = Spermienmasse, SpR = Spermienröhre, durch die die Spermien ausgepreßt werden, V = Verschluss der Spermienröhre, nach der Kopulation aufgelöst.

Fig. 159: Wanderung und Resorption des Spermias in der Bettwanze. (Nach ABRAHAM 1934 unter Benutzung einer Zeichnung von USINGER 1966).

Das Männchen führt mit seinem Kopulationsapparat das Sperma (weißer Pfeil) durch den Verschlussapparat (s, es) in das Ribagische Organ (w) ein, durch dessen drüsiges Gewebe (ms) die Spermatozoen aktiviert werden. Sie gelangen durch seine Wandung (bei cl) in die Leibeshöhle und werden chemotaktisch vom unpaaren Ovidukt (ode) und seinen seitlichen Aussackungen, den Resorptions- oder kolbenförmigen Organen (sc), angelockt (schwarzer Pfeil). Daraus wandern sie in der Wandung der paarigen Eileiter (odm) zu den Eiröhren, um das Ei (ov) noch vor der Chorionbildung zu befruchten. Die überzähligen Spermatozoen werden hauptsächlich in den Resorptionsorganen, zum Teil aber auch in der Leibeshöhle durch Spermatophagen und im unpaaren Ovidukt aufgelöst. v = Vagina.



Das Cimiciden-♂ schließlich besitzt ein Kopulationsorgan, das aber keinen echten Penis, sondern einen umgewandelten Harpago darstellt und führt das Organ zudem nicht in die weibliche Geschlechtsöffnung, sondern in das RIBAGASche Organ ein. Es ist dies eine asymmetrisch an der Bauchseite des Hinterleibs des ♀ gelegene Tasche, deren Wand die Spermien durchbrechen, um durch die Leibeshöhle zu den Eiröhren zu wandern. Hier erfolgt dann, bereits vor der Chorionbildung, die Befruchtung (Fig. 159). Im ganzen ähnliche, im einzelnen aber unter sich recht verschiedene Erscheinungen gibt es auch bei den Anthoriden und Nabiden.

Das **Auspressen des Spermas** (bzw. der Spermatophoren) aus dem Körper des ♂ geschieht durch Blutdrucksteigerung oder durch die Tätigkeit der Wandmuskulatur des Ductus ejaculatorius, der in manchen Fällen sogar zu einer Samenpumpe ausgestaltet ist (manche Dipteren und Homopteren, Fig. 199d, Sp). **Sicherung gegen Spermaverluste** bieten die Spermatophoren und die verschiedenen Vorrichtungen, durch die die Verbindung des männlichen und des weiblichen Kopulationsapparates gefestigt wird.

Zunächst ist hier das häufig sehr genaue Ineinanderpassen beider Teile zu nennen, dann die vielfach vorhandene Schwellbarkeit des Penis (Heteropteren, Mallophagen, Coleopteren), ferner ist an die Parameren, Harpagonen und Titillatoren zu erinnern, die als Widerhaken oder Greifzangen wirken und in ihrer Wirkung durch Klammerung der Beine unterstützt werden können. Die Vorderbeine des ♂ haben z.B. bei Carabiden besondere Hafthaare, bei Dytisciden Saugnäpfe, die das Festhalten des ♀ erleichtern, und bei gewissen Formen, z.B. den Flöhen (Fig. 237c) oder manchen Mallophagen, sind sogar die Antennen des ♂ zu Greifwerkzeugen ausgestaltet.

Die **Kopulationsstellung** ist je nach dem Begattungstyp, der Ausbildung der Kopulationsorgane und der Hilfsapparate höchst ungleich. Häufig sitzen die beiden Partner nebeneinander oder voneinander abgekehrt, nicht selten reitet das ♂ auf dem ♀ oder umgekehrt. Meist erfolgt die Begattung auf festem Boden oder, bei Wasserinsekten, im freien Wasser, selten im Flug (Ephemeropteren, Odonaten, Honigbiene, viele Dipteren).

Auch die **Dauer des Begattungsakts** ist äußerst verschieden. Bei vielen Schmetterlingen und Käfern (Maikäfer *Melolontha*) dauert die Vereinigung stundenlang, andere Formen, wie z.B. die Wasserläufer (*Gerris*), halten sich wenigstens lange Zeit umklammert, brauchen aber zur eigentlichen Kopulation nur Minuten. Endlich gibt es Arten, die, wie die Stubenfliege, nur für ganz kurze Zeit sich vereinigen. Wiederholung der Kopulation ist bei den letzteren Formen häufig, kommt aber auch sonst vor, im allgemeinen kopulieren langlebige Imagines mehrmals und zeigen dann zuweilen periodisches Auftreten des Sexualtriebes (*Dytiscus*), während kurzlebige Arten nur einmal die Begattung ausüben.

Das Eintreten der **Kopulation** hängt von **Außenfaktoren** ab, weil z.B. niedere Temperaturen die Beweglichkeit herabsetzen und dadurch auch die zur Begattung nötigen Bewegungsfolgen hemmen können. Außerdem spielt, mindestens für erfolgreiche Kopulation, die Ernährung eine bedeutsame Rolle (Reifefraß, S. 261). Daß auch die Ernährung der Larve ausschlaggebend sein kann, zeigen als extremes Beispiel die geschlechtlich indifferenten Arbeiterinnen der Bienen und anderer staatenbildender Hautflügler.

#### 1.12.3.2.4. Andere Fortpflanzungsformen

1.12.3.2.4.1. **Zwittertum** (Hermaphroditismus), d.h. Vereinigung von Hoden und Ovarien in einem Individuum, kommt in rudimentärer Form bei der Plecoptere *Perla marginata* vor, deren Männchen zwischen den Hoden eine nicht funktionsfähige

Masse von Eiröhren besitzt. Funktioneller Hermaphroditismus findet sich bei der Schildlaus *Icerya purchasi*, deren «Weibchen» in Wirklichkeit zur Selbstbefruchtung befähigte Zwitter sind. Die Spermien bilden sich hier im Inneren der Gonadenanlage, deren Wände dann Eiröhren ausbilden. Voll entwickelten Hermaphroditismus, mit getrennter männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung, zeigen die Termitenfliegen (*Termitoxenia* u.a.), bei denen zuerst die Hoden reifen, während die Eierstöcke, unter starken postmetabolen Veränderungen am Hinterleib und Thorax (Physogastrie), erst später die Reife erreichen (Fig. 160). Hier kommt nicht nur Selbstbefruchtung, sondern (als Regel) auch Fremdbefruchtung vor.

1.12.3.2.4.2. Weit häufiger als Zwittertum findet sich **Parthenogenese**, d.h. Entwicklung von Eiern ohne Befruchtung (eingeschlechtliche Fortpflanzung).

Sie hat sich polyphyletisch in den verschiedensten Insektengruppen herausgebildet und tritt in mannigfaltigen Formen auf, die sich nebeneinander und neben der normalen zweigeschlechtlichen Fortpflanzung auch als Sexualrassen innerhalb einer Art finden können. Nach dem Geschlecht der parthenogenetisch erzeugten Nachkommen unterscheidet man die **Arrhenotokie** (unbefruchtete Eier werden zu ♂♂, befruchtete zu ♀♀), die **Thelytokie** (unbefruchtete Eier werden durchweg oder fast durchweg zu ♀♀) und die **Amphitokie**, bei der beide Geschlechter aus unbefruchteten Eiern hervorgehen können. Nach der Regelmäßigkeit des Auftretens kann man folgende Formen unterscheiden:

**Exzeptionelle Parthenogenese** kommt z.B. bei manchen Spinnern und Phasmiden vor und ist dadurch gekennzeichnet, daß unbefruchtet gebliebene Eier sich wenigstens gelegentlich weiterentwickeln können, während sie sonst zugrunde gehen.

Bei der **normalen Parthenogenese** entwickeln sich die unbefruchteten Eier stets weiter:

a) **Fakultative Parthenogenese** (die Eier können auch befruchtet werden) findet sich als Arrhenotokie z.B. bei der Honigbiene, bei der aus unbefruchteten Eiern stets ♂♂ (Drohnen), aus befruchteten, je nach der Ernährung der Larven, Arbeiterinnen oder Königinnen, also jedenfalls ♀♀ hervorgehen. Entsprechendes Verhalten zeigen auch die meisten anderen parthenogenesierenden Aculeaten, manche Tenthrediniden (*Pteronidea ribesii* u.a.), gewisse Thysanopteren (*Neoheegeria verbasci*), die «amerikanische Rasse» von *Trialeurodes vaporariorum* usw. Fakultative Thelytokie kommt seltener, z.B. bei einer Rasse der Schildlaus *Coccus hesperidum* und bei manchen Phasmiden vor, fakultative Amphitokie bei manchen Schmetterlingen (Psychiden, *Orgyia*-Arten).

b) Bei der **obligatorischen Parthenogenese** bleiben alle Eier, mindestens in bestimmten Generationen, unbefruchtet.

α) **Konstante Parthenogenese** hält unbeschränkt über Generationen weg an und ist demgemäß nur als Thelytokie oder Amphitokie denkbar. Reine oder fast reine konstante Thelytokie gibt es bei den zahlreichen Arten, bei denen ♂♂ nur selten oder gar nicht gefunden werden können. Beispiele gibt es unter den Copeognathen (*Cerobasis*, *Reuterella*), den Mallophagen (*Bovicola bovis* und *Werneckiella equi*), den Phasmiden (*Carausius morosus*, *Bacillus rossii*), den Lepidopteren (Psychiden), den Coleopteren (*Otiorrhynchus*-Arten), den Schlupfwespen, den Homopteren («englische» Rasse von *Trialeurodes vaporariorum*, eine Rasse von *Lepidosaphes ulmi*), den Thysanopteren (*Heliothrips haemorrhoidalis*) und der Rosengallwespe *Diplolepis rosae* (auf etwa 100 ♀♀ trifft 1 ♂).

β) Die **zyklische Parthenogenese** oder **Heterogonie** besteht in einem regelmäßigen Wechsel zwischen einer oder mehreren parthenogenesierenden Generationen und einer Generation, die sich zweigeschlechtlich fortpflanzt. Dieser Fall findet sich bei Aphidinen (S. 358) und Gallwespen (Cynipinen) und kann zu einem oft recht ausgesprochenen Polymorphismus der ♀♀ der verschiedenen Generationen führen (Fig. 211, 212). Fällt aus irgendwelchen Gründen (Fehlen der Wirtspflanze, ungünstiges Klima) ein Teil des Zyklus aus

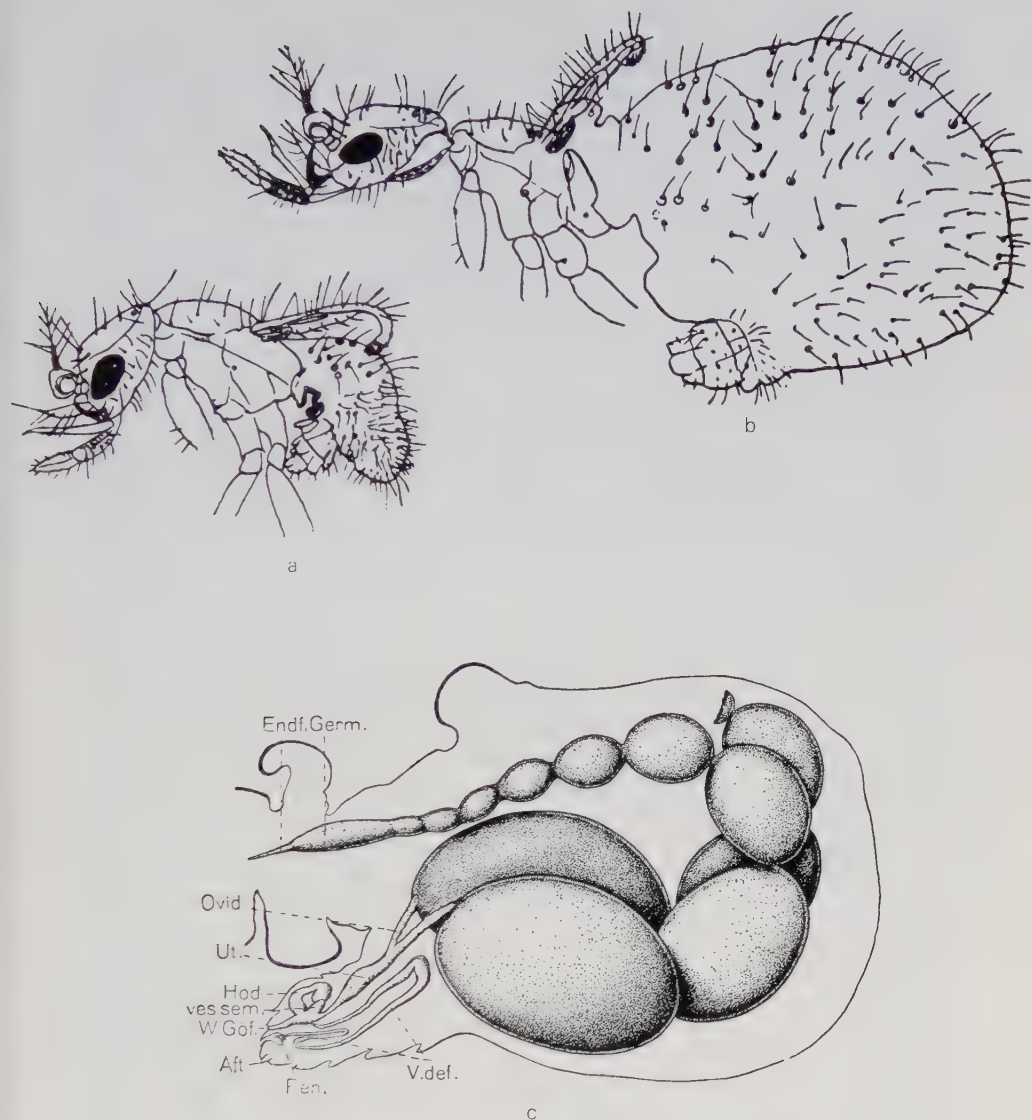


Fig. 160: Zwitterigkeit und postimaginale Entwicklung der Termitoxeniiden. a junge, stenogastre, «männliche» Form und b ältere, physogastre, «weibliche» Form der termitophilen Fliege *Termitomyia gracilis*. (Nach REICHENSBERGER 1936). c Geschlechtsorgane der verwandten *Termitostroma schmitzi* in der Zeit der Reife der weiblichen Geschlechtsorgane. Seitenansicht des Hinterleibs. (Nach MERGELSBERG).

Aft = After, Endf. = Endfaden der Ovariöle, Germ = Germarium, Hod = Hoden, Ovid = Ovidukt, Pen = Penis, Ut = Uterus (= Vagina + Eiergang), ves. sem = Vesicula seminalis, V. def = Vas deferens, W. Gof. = weibliche Geschlechtsöffnung. Bei a und b Beine nicht gezeichnet.



(Anholozyklie, S. 359), so kann sekundär z.B. konstante Thelytokie entstehen, die sonst aus fakultativer Thelytokie hervorgeht.

γ) Eine besondere Form der Parthenogenese ist die **Pädogenese**, die thelytoke Fortpflanzung von Larven oder Puppen, die z.B. bei Cecidomyiiden (*Miastor*- und *Heteropeza*-Larven, Fig. 161) und bei dem Käfer *Micromalthus debilis* vorkommt (Larven). Bei den Cecidomyiiden tritt die Pädogenese in Generationswechsel mit normaler zweigeschlechtlicher Fortpflanzung auf, bei *Micromalthus* liegen die Verhältnisse ähnlich.

δ) Bei der geographischen Parthenogenese kommen innerhalb einer Art zwei – meistens geographisch getrennte – Rassen vor, wovon die eine amphimiktisch und die andere parthenogenetisch ist, so haben z.B. die Psychide *Cochliotheca crenulella* in Mitteleuropa, Skandinavien und Westasien eine parthenogenetische und in Norditalien und Südfrankreich eine amphimiktische Rasse oder die Machilide *Dilta hibernica* eine westeuropäische amphimiktische und eine mittel- und nordeuropäische parthenogenetische.

Finden trotz des Wegfalls der Befruchtung Reifungsteilungen statt, so müßten im normalen Verlauf der Entwicklung durch die Parthenogenese Tiere entstehen, bei denen schon die somatischen Zellen die haploide Chromosomenzahl zeigen.

1. Dieser Fall, als **generative** oder **haploide Parthenogenese** bezeichnet, findet sich aber verhältnismäßig selten, z.B. bei der amerikanischen Rasse von *Trialeurodes vaporariorum* und anderen fakultativ arrhenotoken Formen. Das Schulbeispiel ist die Honigbiene, bei der im männlichen Geschlecht (Drohne) die Keimbahnzellen und die jungen somatischen Zellen haploid, die ♀♀ dagegen durchweg diploid sind. In beiden Geschlechtern werden gewisse Gewebe der Jugendstadien und der Imago polyploid. Heterochromosomen fehlen, das Geschlecht wird durch Haploidie bzw. Diploidie der befruchteten Eizelle bestimmt.

2. Meist aber liegt **somatische** oder **diploide Parthenogenese** vor, d.h. die parthenogenetisch erzeugten Nachkommen haben die volle, diploide Chromosomenzahl, und zwar dadurch, daß die Reifungsteilungen ganz ausfallen (Gallwespe *Neuroterus*) oder daß die Reduktionsteilung ausfällt (Blattläuse) oder daß beide Reifungsteilungen als gewöhnliche Äquationsteilungen ablaufen (*Carausius*, *Bacillus*). Endlich können die Reifungsteilungen in der gewöhnlichen Weise eintreten, aber durch eine Verschmelzung des Eikerns mit dem 2. Richtungskern oder durch Verschmelzung von Furchungskernen wird die diploide Zahl wiederhergestellt (thelytoke Rasse von *Coccus hesperidum* und *Trialeurodes vaporariorum* sowie manche Psychiden). In all diesen Fällen handelt es sich um Thelytokie, die Entstehung von ♀♀ wird dabei nach dem üblichen Schema der Geschlechtsbestimmung verständlich.

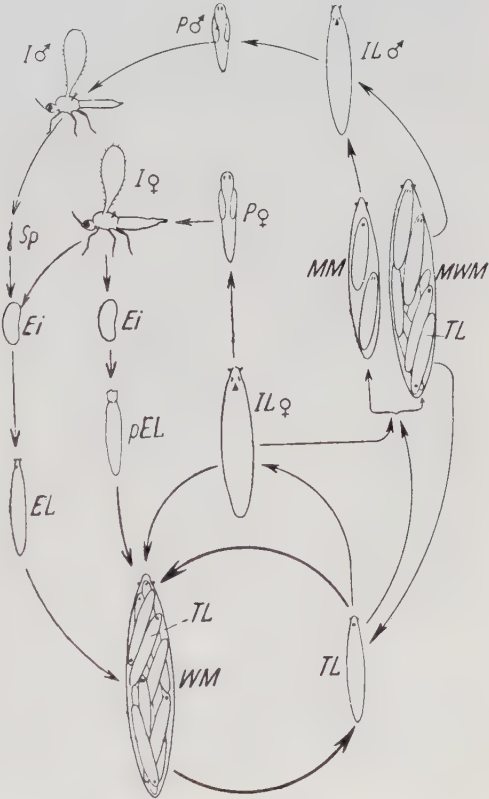
Die verwickelten **Chromosomenverhältnisse der Formen mit zyklischer Parthenogenese** sind für die Aphidinen klargestellt: Bei der parthenogenetischen Erzeugung von ♀♀ unterbleibt stets die Chromosomenreduktion (diploide Parthenogenese), die ♂♂ entstehen aus gleichfalls unbefruchteten Eiern, bei denen aber die beiden für das ♀ charakteristischen X-Chromosomen sich paaren und in der 1. Reifungsteilung auf die Tochterzellen verteilt werden, während die Reduktion bei den Autosomen unterbleibt. Bei der Spermienbildung gehen diejenigen Spermatiden, die kein X-Chromosom mitbekommen, zugrunde, so daß das befruchtete Winterei stets ein ♀ ergibt und die Virgoreihe einleitet (vgl. S. 359 ff.).

Die Geschlechtsbestimmung ist also bei der Heterogonie unmittelbar genotypisch wie sonst. Welche Ursachen für den Wechsel in den Chromosomenverhältnissen und damit mittelbar für den Übergang von der ein- zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung verantwortlich sind, ist lange strittig gewesen. Erst neuerdings gelang es bei einem besonders komplizierten, mit Pädogenese einhergehenden Fall, an der Cecidomyiide *Heteropeza pygmaea* (= *Oligarces paradoxus*), durch sterile Aufzucht reiner Linien unter genau kontrollierten Umweltbedingungen, deren nur je eine im Versuch variiert wurde, den entscheidenden Faktor exakt nachzuweisen: Der Verlauf der aus Fig. 161 ersichtlichen Generationen-

folge ist eine Funktion der jeweils zur Verfügung stehenden Nahrungsqualität der als Nährboden verwendeten Schimmelpilzkulturen, die Dichte der Aussaat des Pilzes oder die Populationsdichte des Insekts lassen sich auf jenen einen Faktor zurückführen. Glykogenreiches Pilzmyzel als Nahrung bewirkt vorwiegend bis ausschließlich pädogenetische Fortpflanzung (dicke Pfeile in Fig. 161), die dabei besonders schnelle Aufeinanderfolge der Generationen ermöglicht umgekehrt die Ausnutzung günstiger Ernährungsbedingungen. Die pädogenetisch entstandene Tochterlarve (Fig. 161, TL) wächst heran und bildet Eier aus, die sich vom Ovar ablösen, die daraus pädogenetisch entstehenden Embryonen wachsen in der Leibeshöhle ihrer Mutter heran, zehren sie von innen aus und erfüllen sie schließlich vollständig. Die Mutterlarve entwickelt sich so bei glykogenreicher Kost zu einer Weibchenmutterlarve (WM), deren Nachkommen alle wieder weibliche Tochterlarven (LT) ergeben, die sich auch weiterhin pädogenetisch fortpflanzen. Es können aber auch Männchen-Weibchen-Mutterlarven (MWM) entstehen, deren Nachkommen sowohl männliche als auch weibliche Larven sein können, oder Männchen-Mutterlarven (MM). Während sich die weiblichen Larven wieder zu pädogenetischen fortpflanzungsfähigen Tochterlarven (TL) entwickeln, bilden die männlichen (Imago-)Larven (IL♂) Puppen (P♂), aus denen geflügelte männliche Imagines (I♂) schlüpfen. Ebenfalls unter ungünstigen Ernährungsbedingungen können auch Tochterlarven (TL) zu weiblichen (Imago-)Larven (IL♀) heranwachsen und eine Puppe (P♀) bilden, woraus eine ebenfalls geflügelte weibliche Imago (I♀) schlüpft. Aus den von ihr nach der Begattung durch das Männchen abgelegten Eiern entstehen wieder Weibchen-Mutterlarven (WM), die sich weiter pädogenetisch ver-

Fig. 161: Schema des Generationswechsels von *Heteropeza pygmaea* (Nach ULRICH, 1963).

EL = Eilarve, I = Imago, IL = Imagolarve, MM = Männchenmutter, bringt pädogenetisch ♂♂ hervor, MWM = Männchenweibchenmutter, bringt pädogenetisch eine gemischte Nachkommenschaft von ♂♂ und Tochterlarven hervor, P = Puppe, pEL = parthenogenetisch entstandene Eilarve, Sp = Sperma, wodurch das Ei befruchtet wird, TL = pädogenetisch erzeugte und pädogenetisch sich fortpflanzende Tochterlarve, WM = Weibchenmutter, bringt pädogenetisch Tochterlarven hervor.



mehren. Außerdem kann aber die geflügelte weibliche Imago auch parthenogenetisch Eier ablegen, die sich je nach Herkunft der Stämme verschieden verhalten: entweder bald absterben oder zu einem mehr oder weniger großen Prozentsatz etwas kleiner bleibende, pädogenetisch fortpflanzungsfähige Weibchen-Mutterlarven (WM über pEL) entwickeln. Da die sich pädogenetisch vermehrende Tochterlarve (TL) je nach den Ernährungsbedingungen zur Weibchen-, Männchen-Weibchen- oder Männchen-Mutterlarve werden kann, wird hier also die Geschlechtsbestimmung von äußeren Faktoren geregelt. Die im Ovar der Tochterlarve gebildeten Eier sind zunächst sexuell noch nicht determiniert. Kurz vor Einsetzen der Eireife findet bei den kleineren, Weibchen ergebenden Eiern nur eine (äquationelle) Reifeteilung statt, die zu zwei Kernen mit der nicht reduzierten Chromosomenzahl von ungefähr 77 führt. Die Weibchen behalten diese hohe Chromosomenzahl in ihrer Keimbahn bei, während sie in ihren künftigen somatischen Kernen durch Elimination bei der Furchung auf 10 herabgesetzt wird. Die größeren, Männchen ergebenden Eier machen zwei Reifeteilungen durch, die vier Kerne (den Eikern und drei Richtungskerne) mit einer reduzierten Chromosomenzahl von 38 oder 39 ergeben. Infolge Aufregulation durch somatische mütterliche Kerne erhält der reduzierte Eikern wieder eine höhere Chromosomenzahl (etwa 58). Auch die Männchen behalten diese höhere Chromosomenzahl in der Keimbahn bei, während durch Elimination die Chromosomenzahl in den somatischen Kernen auf 5 herabgesetzt wird. Somatisch ist das Weibchen offenbar diploid und das Männchen haploid. Diese Verhältnisse werden durch die Aufregulation eines der vier reduzierten Kerne beim Männchen anschließend an die Meiose und durch eine mit der Soma-Keimbahn-Differenzierung in Zusammenhang stehende Chromosomenelimination in zwei getrennten Schritten während der Furchung bei beiden Geschlechtern überlagert und kompliziert.

#### 1.12.3.2.5. *Oviparie und Viviparie*

Gewöhnlich legen die Weibchen der Insekten ihre Eier, wenn sie entwicklungsreif sind, ab (Näheres s. S. 459ff.) oder tragen sie höchstens noch außen am Körper (gewisse Schildläuse und Wanzen), in besonderen, durch Hauteinstülpung entstandenen Taschen, den Marsupien (Schildläuse *Matsucoccus*, *Steatococcus*, *Aspidoproctus* u.a.) oder in der Genitalkammer (viele Schaben) mit sich herum. Jedenfalls aber erfolgt die Keimesentwicklung meist im vollen Umfang außerhalb der weiblichen Geschlechtsöffnung: **Oviparie**.

Manche Schildläuse (Diaspididae, Lecaniidae u.a.), die Bettwanze, gewisse Tachinen und Copeognathen (*Cerobasis*) zeigen **Ovoviviparie**, d.h. die Keimesentwicklung findet z.T. schon in den mütterlichen Geschlechtswegen statt. Das kann so weit gehen, daß das Auskriechen der Larven bereits im Augenblick der Eiablage oder kurz danach erfolgt, wie das etwa bei *Coccus hesperidum*, bei dem Ohrwurm *Prolabia* und der Raupenfliege *Panzeria rudis* der Fall ist. Damit ist aber schon annähernd die typische **Viviparie** erreicht, bei der sich die ganze Keimesentwicklung, ja sogar zuweilen größere Teile der Larvenentwicklung, im mütterlichen Körper abspielen, so daß fertige Junglarven oder ältere Larvenstadien abgesetzt werden: **Larviparie**. Ist die Larve bei der Geburt schon verpuppungsreif, so spricht man von **Pupiparie**.

**Larviparie** gibt es bei manchen Ephemeropteren (z.B. *Cloëon dipterum* u.a.), bei den parthenogenesierenden ♀♀ der Aphididen und Pemphigiden, bei den Dermapteren *Prolabia* und *Arixenia*, bei *Hemimerus*, bei den Polyceten, bei manchen Chrysomeliden, den Strepsipteren, gewissen Copeognathen (*Archipsocus fernandi*) und Mallophagen (*Meinertzbagieniella lata* und *schubarti* vom Nandu) und bei vielen Dipteren, zumal den Cyclor-



rhapfen. Unter den letzteren gibt es alle Übergänge von der Ovoviviparie bis zur Pupiparie, die bei den *Glossina*-Arten und den Pupiparen vertreten ist (vgl. auch Termitoxeniiden, S. 274).

Je nach dem Teil des weiblichen Geschlechtsapparats, in dem die Brut ihre Entwicklung durchmacht, und je nach den ernährungsphysiologischen Beziehungen zwischen der Brut und dem mütterlichen Körper kann man folgende Hauptfälle unterscheiden:

a) **Vaginalträchtigkeit.** Die Eier werden in der meist dehnungsfähigen, zum «Uterus» umgestalteten Vagina zurückgehalten, sie entwickeln sich hier verschieden weit:

α) Die Eier rücken in Vielzahl in den Uterus und sind mit einem Dottervorrat versehen, der bis zur Geburt als Junglarve reicht: Viele Cyclorrhapfen, ovovivipare und vivipare Tachinen (Fig. 162).

β) Es rückt jeweils nur ein Ei in den Uterus, dessen Dottervorrat für die Keimes- und einen Teil der Larvenentwicklung reicht (z.B. *Musca larvipara*).

γ) Wie β, aber die Junglarve stößt die Eihülle ab, macht die ganze Larvenentwicklung im Uterus durch und ernährt sich von dem milchartigen Sekret der sehr umfangreichen Anhangdrüsen des mütterlichen Geschlechtsapparats: *Glossina*, Pupiparen.

b) **Oviduktträchtigkeit.** Die Eier werden in den Ovidukten zurückgehalten, jede Ovariole bringt nur ein Ei hervor, die Reste der Endkammern zerfallen zu Nährmaterial: *Cloëon*.

c) **Ovariolen-trächtigkeit.** Die Eier, die kein Chorion und wenig oder keinen Dotter haben, machen, vom Eifollikel umhüllt, die Keimesentwicklung im basalen Teil der Ovariolen durch. Die Ernährung der Keime geschieht in der Regel in entsprechender Weise wie die Nährstoffanhäufung im Ei der oviparen Formen, d.h. durch Vermittlung des Follikels (vivipare Blattläuse, Chrysomeliden). In seltenen Fällen (*Archipsocus*, *Hemimerus*, *Arixenia*) kann er plazentaartige Schwellungen ausbilden, die als Pseudoplazenten der Nährstoffübermittlung dienen. Bei den Polyceten und bei der Schabe *Diploptera dytiscoides* kommen embryoeigene Pseudoplazenten vor (S. 193).



Fig. 162: *Prosenia siberita* (Tachine), weibliche innere Geschlechtsorgane (nur je ein Eierstock dargestellt).

a vor der postmetabolen Reifung, b nach der Kopulation, Uterus gedehnt und mit Eiern gefüllt, aus denen sich teilweise schon Larven entwickelt haben. (Nach CLAUSEN und KING).

d) **Leibeshöhlenträchtigkeit.** Die Eier machen die Entwicklung in der Leibeshöhle der Mutter durch und erhalten die nötigen Nährstoffe entweder nur aus dem mütterlichen Blut oder aus ihm und dem vorhandenen Dotter.

Der erste Fall gilt für die pädogenetischen Cecidomyiidenlarven *Miastor* u. a. (Fig. 163b), bei denen die jugendlichen Ovariolen in die Leibeshöhle abgestoßen werden. Die Larven entwickeln sich auf Kosten der mütterlichen Organe und werden schließlich nur von der toten Haut der Mutter umhüllt.

Der zweite Fall trifft auf die madenförmigen Stylopidenweibchen zu (Fig. 163a, 219c), deren Leibeshöhle von Eiern erfüllt ist, die sich nacheinander zu Junglarven entwickeln (Trophamnion, s. S. 192). Diese verlassen schließlich durch besondere Kanäle (Genitalkanäle) die Leibeshöhle, gelangen in den Brutkanal, einen Spaltraum zwischen der prä-imaginalen und der im übrigen nicht abgelösten imaginalen Kutikula und von hier aus durch den Brutspalt (bro) ins Freie. Die Mengenilliden-♀♀ zeigen etwas andere Verhältnisse (S. 375).

**Viviparie** kommt nicht selten in Verbindung mit **Parthenogenese** vor (Aphidinen, Coccinen z. T.), ist aber keineswegs fest an sie gebunden. Selbst manche ovidukt- und leibeshöhlenträchtigen Formen (*Cloëon*, Strepsipteren) zeigen eine Befruchtung der Eier, die allerdings nur dadurch möglich wird, daß die Spermien weiter oder auf anderem Wege (S. 272) als gewöhnlich in den weiblichen Körper eindringen.

Die Viviparie hat den Vorteil, daß die besonders gefährdeten hilflosen Jugendstadien im Körper der beweglichen, flucht- und wahlfähigen (S. 523) Mutter Feindeinwirkungen und Klima-Unbilden weniger ausgesetzt sind als im Freien. Die verhältnismäßig geringe Nachkommenzahl der viviparen Formen wird durch diese Vermeidung von Verlusten ausgeglichen, zumal wenn die Viviparie in Verbindung

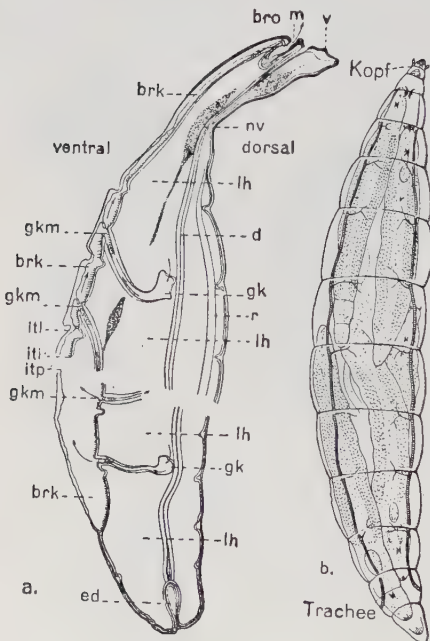


Fig. 163: a Strepsipteren-♀ (*Stylops*), medianer Längsschnitt, mittlerer Teil des Körpers weggelassen. (Nach NASSANOV aus ULRICH).

b Pädogenetische Cecidomyiidenlarve mit fünf Tochterlarven. (Nach PAGENSTECHE).

brk = Brutkanal, d = Darm, ed = Enddarm, gk = Genitalkanal, gkm = Mündung eines Genitalkanal, itl, itp, iti = 2. larvale, pupale (3. larvale), imaginale Kutikula, lh = Leibeshöhle, m = Mund, nv = Bauchmark, r = Rückengefäß, v = lippenartige Bildung vor dem Mund.

mit Parthenogenese auftritt und so eine besonders schnelle Aufeinanderfolge von Generationen ermöglicht (z.B. Blattläuse, bei denen bereits die Larven Embryonen enthalten, in denen schon wieder Embryonen angelegt sein können).

### 1.12.3.3. Die Periode des Alterns

1.12.3.3.1. Außer der bei langlebigen Formen oft merklichen Abnützung der Kutikula, insbesondere des Haar- und Schuppenkleids, stellen sich im Lauf des Imaginallebens auch Veränderungen an den Zellen der inneren Organe ein, die als **Alterserscheinungen** gewertet werden müssen und die sich in einem Nachlassen der Organfunktionen, etwa in verringerter Fluglust oder herabgesetzter Reizbarkeit äußern.

Sie bestehen, wie z.B. an Ganglienzellen des Bienengehirns gezeigt werden konnte, in einem scholligen Zerfall des Zytoplasmas nebst Verklumpung des Chromatins und steigern sich schließlich zu einer Lockerung des ganzen Zellgefüges. Sie treten aber nicht nur, ja nicht einmal regelmäßig zuerst im Nervensystem auf, sondern in ähnlicher Form auch an anderen Organen, am Darm, den Malpighigefäßen, dem Fettkörper, der Muskulatur usw. Bei der letzteren führen sie zuweilen zu Lähmungserscheinungen an einzelnen Gliedmaßen, beim Darm kann es, wie bei dem Springschwanz *Sminthurides* nachgewiesen, zu einer Verwandlung des Epithels in ein sicher funktionsunfähiges, flaches, kernarmes Synzytium kommen. Im Fettkörper häufen sich, wenn nicht ein vollkommener Abbau erfolgt, im Verlauf des Alterns Exkrete, und auch die Malpighigefäße speichern zuweilen (Lackschildläuse) die Exkretstoffe mehr und mehr an.

Der «natürliche» **physiologische Tod**, in dem diese Erscheinungen gipfeln, ist demnach bei den Insekten kein Gehirntod, sondern ein allgemeiner, wenn auch an der einzelnen Zelle zum Ausdruck kommender Stoffwechseltod. Darauf weisen auch die zahlreich beobachteten Fälle verstärkter Pigmentablagerung (Stoffwechselprodukte, s. S. 259) bei alternden Tieren hin, ebenso wie die vielfach sehr deutlichen Beziehungen zwischen der Lebensdauer und der stets mit lebhaftem Stoffwechsel einhergehenden Fortpflanzung.

Die Regel scheint zu sein, daß bei beiden Geschlechtern (Carabiden) oder wenigstens beim ♀ (bei manchen Schmetterlingen) geschlechtliche Karez den Eintritt der Alterserscheinungen verlangsamt, das Leben also verlängert, doch gilt diese Regel nicht allgemein, denn bei anderen Schmetterlingen (Frostspanner) konnte bei beiden Geschlechtern gerade das Gegenteil beobachtet werden, und viele, besonders kurzlebige Arten, zeigen keinerlei Zusammenhang zwischen der Lebensdauer und der Befriedigung des Geschlechtstriebs.

1.12.3.3.2. Da ohne Zweifel weitaus die meisten Insekten nicht des physiologischen Todes sterben, sondern den zahllosen Feinden und Gefahren, die sie bedrohen, zum Opfer fallen, und das um so leichter, je mehr sich die Alterserscheinungen an ihnen zeigen, so ist die normale **Lebensdauer** einer Art schwer festzustellen.

Die als Imagines sehr kurzlebigen, in der Regel nicht zur Nahrungsaufnahme befähigten Formen, wie die Ephemeropteren oder die Sexuales der Pemphigiden und Phylloxeriden, sterben nach der Eiablage bzw. der Kopula den Erschöpfungstod innerhalb kürzester Frist (Katastrophentod). Bei länger lebenden Imagines beobachtet man im Versuch eine mehr oder minder ausgesprochene Variabilität der Lebensdauer auch bei ganz gleichbleibenden Außenbedingungen und einen sehr starken Einfluß der letzteren auf die Sterblichkeit (S. 436, 438, 450).



Von der Lebensdauer einer Art kann man daher nur im Sinne einer Durchschnittslebensdauer und nie ohne Berücksichtigung der Außenfaktoren reden.

Selbst wenn man die Zeit der Keimes- und der postembryonalen Entwicklung einrechnet, beträgt die Lebensdauer der Insekten selten mehr als ein Jahr, sehr oft viel weniger. Immerhin gibt es unter den Käfern Gruppen, wie z.B. die Lamellicornier, unter denen zahlreiche Arten eine mehrjährige Gesamtlebensdauer haben (Maikäfer u.a.). Auch die Ephemeropteren, die als Imagines so kurzlebig sind, haben ein langes Larvenleben, und dasselbe gilt z.B. von den Singzikaden, unter denen eine amerikanische Art mit 17jähriger Periode bekannt ist (*Magicicada septendecim*). Auch als Imagines können manche Käferarten mehr als ein Jahr leben (*Dytiscus* im Versuch über 2, *Anthonomus* über 3).

## 2. Die systematische Stellung und Gliederung der Klasse Insecta

### 2.1. Die Stammesgeschichte und die systematische Stellung der Insekten

#### 2.1.1. Die Abstammung der Insekten

Bereits aus dem Karbon sind zahlreiche fossile Insektenreste bekannt, die mehreren Ordnungen zugeteilt werden. Als älteste Insekten werden die im Mitteldevon Schottlands gefundenen, durch Körper- und Kieferreste vertretenen Gattungen *Rhyniella* und *Rhyniognatha* angesehen. (Neuerdings wird allerdings die Ursprünglichkeit der Lagerstätte bezweifelt.) Wenn auch die Deutung fossiler Reste aus dem Oberdevon des Timan (bei Uchta in der Komi-Republik, Nordrußland) als die einfach gebauten, mit wenigen Adern versehenen, stabilen Flügel des ältesten, bisher bekannten geflügelten Insekts *Eopterum devonicum* (Ordnung Archaeoptera) jetzt als falsch erkannt wurde, so ist wohl trotzdem wegen der bereits artenreichen Insektenwelt im Karbon die Annahme berechtigt, daß schon im Devon eine mannigfaltige Insektenfauna gelebt haben dürfte. Bezüglich der vordevonischen Entwicklung des Insektenstammes läßt uns die palaeontologische Überlieferung im Stich, die **Abstammung der Insekten** läßt sich nur indirekt aus den Ergebnissen der vergleichenden Morphologie der Articulaten erschließen und bleibt daher strittig. Es gibt verschiedene Theorien darüber, von denen allerdings die meisten nur noch historisches Interesse haben. Nach dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse erscheint es am wahrscheinlichsten, daß die Insekten zusammen mit den Myriapoden eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden, nämlich die Tracheata. Die Ansichten darüber, ob die Myriapoden in ihrer Gesamtheit als Schwestergruppe der Insekten zu gelten haben, oder ob nur eine Gruppe davon, die Progoneata oder sogar nur eine deren Teilgruppen, die Symphyla, als solche in Frage kommen, sind ebenso wie über die Frage der Monophylie der Myriapoden geteilt. Während frühere Autoren, so auch WEBER in seinen vorhergehenden Auflagen des «Grundrisses», die nächste Verwandtschaft der Insekten mit den Symphylen betonten, zeigt neuerdings HENNIG, daß sowohl die Progoneata (einschließlich der Symphyla) als auch die Opisthgoneata (Chilopoda) je für sich genommen mit guten Gründen als monophyletische Gruppen angesehen werden können, daß aber keine von beiden mit den Insekten, die ohne Zweifel eine monophyletische Gruppe darstellen, näher verwandt ist als die andere. Nur für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Myriapoden in ihrer Gesamtheit mit den Insekten können einige, wenn auch nur bescheidene Gründe vorgebracht werden. Seit wann dieses Schwestergruppenverhältnis besteht, läßt sich nicht genau sagen, da weder die Stammgruppe der Insekten noch die der Tracheaten fossil belegt werden kann. Nur soviel ist sicher, daß die Gruppe bereits vor dem mittleren Devon entstanden sein muß, da schon in dieser Zeit vielleicht beide Teilgruppen der Insekten (*Rhyniella praecursor* als Vertreter der Entognatha und *Rhyniognatha hirsti* als der der Ectognatha, Dicondylia) nachzuweisen sind. Als Schwestergruppe der Tracheata (Myriapoda + Insecta) müssen die Krebse (Crustacea) angesehen werden. Sie bilden zusammen die monophyletische Gruppe der Mandibulata. Wahrscheinlich haben sich ihre beiden Schwestergruppen schon im Praekambrium voneinander getrennt, da bereits

aus dem unteren Kambrium echte Krebse mit Carapax und gestielten Komplexaugen bekannt sind. Die monophyletische Abstammung der gesamten Arthropoden von homonom segmentierten Formen (Articulata) ist wahrscheinlich, aber noch nicht genügend bewiesen.

Die Stammformen der Mandibulata lebten wahrscheinlich im Wasser und besaßen, wie jetzt noch die Krebse, Spaltfüße, d. h. der Epipodit des 3. Beingliedes (Basi-podit) wurde zum beinartig gegliederten Exopodit, während die Epipodite der beiden basalen Beinglieder (Praecoxopodit und Coxopodit) blattförmig blieben und respiratorische Funktion hatten. Die 3 ersten Extremitätenpaare wurden in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt. Außerdem konzentrierten diese Stammformen ihr Sperma in Spermatophoren. Bei der Aufspaltung der Mandibulata in ihre beiden Schwestergruppen blieben die Crustacea im Wasser und die Tracheata gingen zur ausschließlichen Fortbewegung auf dem Boden und allmählich zur vollkommen terrestrischen Lebensweise über. Dabei wurde durch Verschmelzung der 2. Maxillen zum Labium ein Mundvorraum gebildet, der Exopodit und das 2. Antennenpaar gingen verloren, während die Epipoditen der beiden basalen Beinglieder zu ausstülpbaren Coxalbläschen umgebildet wurden, wie sie jetzt noch bei den Symphylen und Apterygoten vorkommen; sie dienten nicht mehr der Respiration, sondern der Wasseraufnahme aus dünnen Wasserfilmen am Boden, die nicht getrunken werden können. Die Zahl der Rumpfsegmente dürfte bereits 14 ohne Telson gewesen sein. Ob bereits paarige Krallen am Praetarsus, dem der Dorsalmuskel verlorenging, ausgebildet wurden, ist fraglich. Es entstand neu das Tracheensystem mit je einem Stigmenpaar an den meisten Rumpfsegmenten, die innere Befruchtung mit Hilfe der Spermatophoren, die als neue Funktion die Entleerung des Spermas in die weiblichen Gonodukte und den Verschluß der weiblichen Geschlechtsöffnung zur Verhinderung des Spermaabflusses übernahm, und eine Umstellung der Exkretion durch Ersatz der auf Nephridien zurückführbaren Exkretionsorgane (Antennen- und Schalendrüsen) durch Darmausstülpungen (Malpighigefäßen). Die für die Tracheaten charakteristischen Fettkörperzellen sind wohl auf ursprünglich als Speichernieren funktionierende Nephrozyten zurückzuführen. Bei der Teilung dieser beiden Schwestergruppen behielten zunächst sowohl die Myriapoden als auch die Insekten wesentliche Grundmerkmale bei, woraus sich die große Allgemeinähnlichkeit (Mandibelartikulation, Labialdrüse, Beingliederung, abdominale Gliedmaßenreste, Tracheensystem) der verhältnismäßig primitiven rezenten Formen der beiden Schwestergruppen, vor allem der Symphyla einerseits und der Diplura und «Thysanura» andererseits, erklären läßt. Die Myriapoda müssen sich dann allerdings sehr bald auf eine versteckte Lebensweise spezialisiert haben, was den Verlust der Komplexaugen zur Folge hatte. Für ihre weitere Entwicklung ist die Vermehrung ihrer Körpersegmente charakteristisch, die bei den Opisthogoneaten und Progoneaten konvergent verlaufen sein muß. Die Insekten dagegen behielten eine freie Lebensweise bei und damit auch verschiedene Grundmerkmale der Tracheaten, die den Myriapoden verlorengingen, so u. a. die Komplexaugen. Als abgeleitete Merkmale kommen bei ihnen noch die Gliederung des Rumpfabschnittes in Thorax (3 Segmente) und Abdomen (11 Segmente + Telson) dazu, wobei die Fortbewegungsmuskulatur im Thorax und die vegetativen Lebensfunktionen im Abdomen konzentriert wurden. Am Thorax sind über die Paranotalappen die Flügel entstanden. Die Abdominalbeine wurden rückgebildet, vielleicht zunächst zu Styli, die die Abdominalsegmente stützten und ihr Aufschleifen auf dem Boden verhinderten, später vollständig, am 11. Abdominalsegment zu viel-



gliedrigen Cerci. Ob auch die äußeren Geschlechtsorgane des 8. und 9. Abdominal-segments von ihnen abgeleitet werden können, erscheint sehr wahrscheinlich, ist aber nicht unbestritten.

### 2.1.2. Die Kennzeichen der Insekten

Was ihre systematische Kennzeichnung betrifft, so sind die Insekten

1. als **Glieder des Articulatenstammes** Protostomier mit echter Segmentierung auch des Coeloms, mit strickleiterförmigem, mit Ausnahme des Archicerebrum, des Ganglions des Kopflappens (Acron), primär ventral gelegenen Nervensystem (Bauchganglienreihe), mit vom ventral im Acron gelegenen Mund bis zum terminal auf dem Telson gelegenen After durchgehendem Darm, der eine Gliederung in einen ektodermalen Vorder-, einen entodermalen Mittel- und einen ektodermalen Hinterdarm aufweist, mit einschichtiger, von einer Kutikula bedeckter Epidermis und häufig wenigstens noch mit embryonaler terminaler Segmentsprossungszone.

2. Als **Arthropoden** heteronom segmentierte Articulaten mit ventral sitzenden, gegliederten segmentalen Extremitäten (Arthropodien) und einem kutikularen, chitinhaltigen, in Sklerite und Membranen gegliederten Hautpanzer, dessen Fortsetzung sich als Intima auch in den ektodermalen Vorder- und Hinterdarm erstreckt. Die vordersten Segmente bilden mit dem Acron zusammen einen Kopf, die vordersten Ganglienpaare, dorsalwärts verlagert, mit dem Archicerebrum zusammen das Cerebralganglion. Neben Haarsensillen treten vom Cerebralganglion innervierte Einzel- oder Komplexaugen auf. Echte Flimmerzellen fehlen, der Hautmuskelschlauch ist aufgelöst, die Leibeshöhle ein Mixocoel (S. 196). Die Coelomsegmentierung ist nur beim Embryo kenntlich, das Blutgefäßsystem ist offen, d.h. es mündet in die Leibeshöhle, von der die Gonaden und, wenn vorhanden, die (Meta-)nephridien abgekapselt sind. Getrenntgeschlechtliche Fortpflanzung ist die Regel. Für die Keimesentwicklung ist die superfizielle Furchung typisch.

3. Als Tracheata sind die Insekten Arthropoden mit einem, den ersten Antennen der Crustaceen homologen Glieder- oder Geißelantennenpaar (die zweite Antenne ist rückgebildet). Die drei hinteren Kopfsegmente sind an ihren zu Mundwerkzeugen umgebildeten Gliedmaßenpaaren und ihren zum Subösophagealganglion vereinigten ventral gelegenen Ganglienpaaren leicht kenntlich, bilden aber als Gnathocephalon zusammen mit den vorderen Kopfsegmenten und dem Acron (Procephalon, s. S. 52) eine in sich geschlossene, deutlich vom Rumpf abgesetzte Kopfkapsel. Die Rumpfgliedmaßen dienen der Fortbewegung oder sind z. T. vielleicht zu äußeren Geschlechtsorganen umgebildet oder schließlich z. T. reduziert. Die Atmung geschieht durch Tracheen.

4. Die **Klasse Insecta** wird zunächst charakterisiert durch die Einteilung des Körpers in drei leicht gegeneinander abgrenzbare Segmentkomplexe, den Kopf, der den Mund, das Antennenpaar und drei wohl ausgebildete Mundgliedmaßenpaare trägt, den Thorax, der die drei Beinpaare und beim geschlechtsreifen Tier meist zwei Flügelpaare besitzt und das Abdomen, das außer den Cerci höchstens rudimentäre oder umgebildete Gliedmaßen trägt. Die Geschlechtsöffnung liegt, meist unpaar, ventral nahe dem Hinterende (opisthogoneat). Nephridien höchstens als Labialnieren entwickelt, die typischen Exkretionsorgane, die Malpighischen Gefäße, sind an den Darm angeschlossen, die Gonaden nur bei sehr primitiven Formen segmental gegliedert. Die Kreislauforgane sind weitgehend rückgebildet, dem Blut fehlen meistens respiratorische Farbstoffe, der Sauerstoff wird durch Röhrentracheen in Gasform den Verbrauchsorten zugeleitet. Außer den am Kopf gelegenen Komplexaugen und Ozellen gibt es besonders auf den Antennen, aber auch an vielen anderen

Stellen verschiedenartige Sensillen, unter denen die stiftführenden Skolopidien besonders charakteristisch sind, die mit Hilfseinrichtungen zusammen vielfach Gehörorgane bilden. Die Fortpflanzung geschieht fast ausschließlich getrennt-geschlechtlich, meist als Oviparie, die postembryonale Entwicklung ist eine Metamorphose.

### 2.1.3. Die stammesgeschichtliche Entfaltung der Insekten

Da wenigstens aus dem Oberkarbon, dem Perm, dem oberen Jura und dem Tertiär reiche Fossilfunde vorliegen, wissen wir über die stammesgeschichtliche Entfaltung der Insekten weit mehr als über ihre Abstammung. Die Entstehung der Flügel muß sich spätestens **im Karbon** oder vielleicht schon Oberdevon vollzogen haben, und zwar durch Vergrößerung der bei den heutigen Thysanuren noch sehr deutlichen Paranotalappen an zwei Thoraxsegmenten. Zunächst mögen diese Paranotalflügel unbeweglich gewesen sein und ihre Besitzer zu einem Gleitflug ähnlich dem des Flughörnchens befähigt haben. Mit Verbesserung der Flugfähigkeit durch aktive Beweglichkeit der Flügel wurde die schnelle Besiedlung weiter Flächen und die erste große Entfaltung des Insektenstammes möglich, deren Ergebnis wir bereits **im Oberkarbon** der Nordkontinente vor uns sehen. Die Kohlschiefer dieser Formation bergen die oft wohl erhaltenen Reste zahlreicher mittelgroßer bis riesiger geflügelter Insekten, die mehr als 100 Familien zugeteilt werden. Diese Insektenfauna wird hauptsächlich durch den Artenreichtum der Palaeoptera und Paurometabola (Polyneoptera) charakterisiert, während die im unteren Karbon lebenden Protoptera wieder verschwunden sind. Die Palaeoptera besitzen Flügel, die nicht auf den Körper zurückgedreht und über ihm zusammengeklappt werden können, wie dieses bei den meisten rezenten Insekten der Fall ist. Sie konnten zwar zum Schlagen benutzt werden, blieben aber in der Ruhelage wie bei den anisopteren Libellen in Flughaltung vom Körper abgespreizt oder wurden wie bei den zygoteren Libellen und Ephemeroptera über dem Körper zusammengeklappt. Zu ihnen gehören die Ephemeroptera und Odonata, die in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen und in ihrer Gesamtheit eine Schwestergruppe der Neoptera darstellen, von denen die Fähigkeit erworben wurde, die Flügel nach rückwärts flach über das Abdomen zu drehen und zusammenzulegen. Hierher gehören auch wegen ihrer Starrflügligkeit die in ihren Verwandtschaftsverhältnissen noch umstrittenen Palaeodictyoptera (als genealogische Einheit verstanden), die einen Saugrüssel, Paranotalappen am Prothorax und Abdomen, einen massiven Körper, schmale homonome Flügel mit einem echten Archaedictyon, lange Cerci, aber keinen Terminalfaden besitzen, (Fig. 164) und wahrscheinlich phytophag waren. Sie starben bereits im Perm aus, ebenso wie die kleineren, mit einem stachelartigen Saugrüssel ausgerüsteten Megasecoptera. Ihre Flügel besitzen ein aus festen Längs- und Queradern bestehendes Geäder, eine schmale Basis, einen geraden Vorderrand und sollen bei einer Gruppe (den Protohymenoptera) starr und bei einer anderen (Eumegasecoptera) über dem Abdomen zusammenlegbar gewesen sein. Ihre Lebensweise war wahrscheinlich räuberisch. Die aquatische Lebensweise der Larven der Palaeoptera ist sekundär entstanden.

Die flügellosen Urinsekten sind zweifellos wie die heutigen Apterygoten und wie alle ursprünglichen Tracheaten überhaupt reine Landtiere mit Stigmenatmung gewesen. Tracheenkiemen können sich ebenso wie das Flügelgeäder, an dessen Aufbau Tracheen einen erheblichen Anteil haben, erst entwickelt haben, nachdem bereits die Ausbildung eines voll funktionsfähigen Tracheensystems vollzogen war. Diese kann aber, ebenso wie

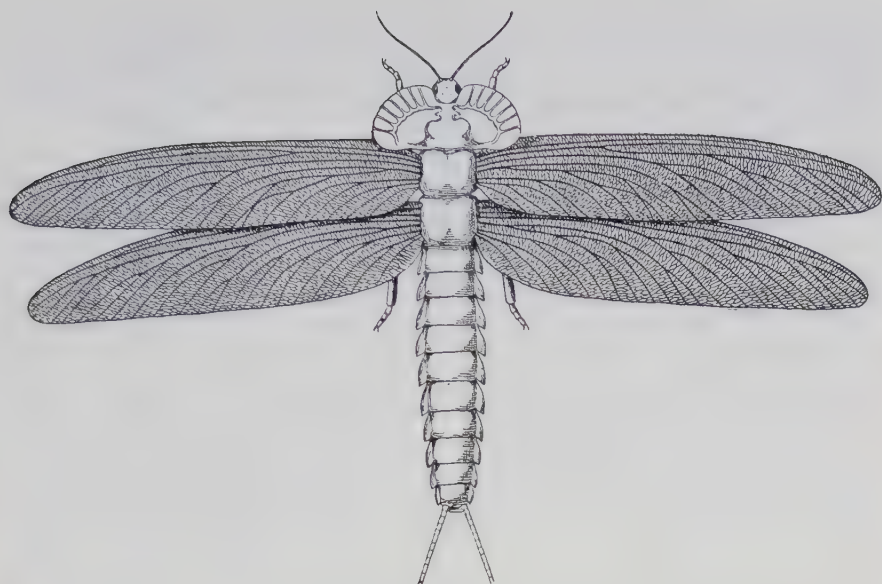


Fig. 164: *Stilbocrocis heeri*, Palaeodictyoptere aus dem mittleren Oberkarbon von Altwald (Rheinland). Rekonstruktion in nat. GröÙe. (Nach HANDLIRSCH). Der Prothorax mit groÙen, die Abdominalsegmente mit kleinen Paranotalappen.

die Ausbildung und Funktionsprägung der Flügel unmöglich bei Formen stattgefunden haben, die den größeren Teil ihres Lebens im Wasser zubringen und während dieser Zeit gar kein offenes Tracheensystem haben. Vielmehr liegt die Sache wohl so, daß im Verlauf der Besiedlung der Kontinente durch die geflügelten Insekten die verschiedensten Biotope, darunter auch Gewässer, erreicht und unter Ausbildung entsprechender besonderer Anpassungen besiedelt wurden. Die larvale Anpassung an das Wasserleben bedeutete eine Bereicherung der Entfaltungsmöglichkeiten, wie sie später in weit vielseitiger Weise durch die Holometabolie zustande kam. Die Funktionsprägung der durch zeitliche Verschiebung der zur Imago hinführenden Entwicklung beibehaltenen abdominalen Kiemengliedmaßen der Ephemeropterenlarven ist demnach nicht weniger sekundär als die von der Imagoentwicklung wegführende funktionsbedingte Ausbildung larveneigener Tracheenkiemen bei den archimetabolen Odonaten und Plecopteren und findet sich bei den eholometabolen Megalopteren wieder.

Zu den Neoptera gehören die *Paurometabola*, d. h. die schaben- und heuschreckenartigen Insekten im weitesten Sinn. Als charakteristisch für die Karbonzeit wird das Vorkommen von über 800 meistens nur nach Flügelresten beschriebenen «Schaben»-Arten bezeichnet, die zwar als Vertreter der Stammgruppe der *Paurometabola* angesehen werden können, aber zum großen Teil jedenfalls nicht als die der Blattariae selbst, haben doch einige wenige Arten, bei denen ein Körper erhalten ist, eine Legeröhre besessen (Eoblattodea). Die verwandtschaftlichen Verhältnisse der meisten dieser Arten muß wegen der Dürftigkeit der Fossilien ungeklärt bleiben. Die Einheitlichkeit des Flügelgeäders bei allen Pterygotengruppen spricht gegen eine polyphyletische Entstehung der Flügel. Die Entwicklung der Flügel aus den



unbeweglichen Seitenlappen des Notums, den Paranota, legt die Vermutung nahe, daß die Starrflügigkeit das Ursprüngliche war. Sie muß aber spätestens nach der Abzweigung der Palaeoptera vom Pterygotenstamm, vor der Entstehung der Paurometabola, beim Hauptstamm der Pterygoten durch Rückdreh- und Faltbarkeit des Flügels ersetzt worden sein.

In der **Permzeit** finden wir die Gruppen des Oberkarbons in bedeutend veränderter Form wieder, dazu kommen aber noch etwa doppelt so viele neue Stammgruppen für monophyletische Gruppen («Ordnungen») der Pterygota, besonders der Holo-metabola. Während von den Palaeoptera die Palaedictyoptera und Megasecoptera allmählich aussterben und die Ephemeroptera und Odonata an Artenzahl abnehmen, erleben die aus dem Oberkarbon nur in wenigen Formen bekannt gewordenen Diaphanopterodea mit reduziertem Flügelgeäder eine Blütezeit. Ungünstige klimatische Bedingungen (permische Eiszeit oder Trockenheit und Hitze) haben möglicherweise zur Entstehung der für die höherstehenden Insekten bezeichnenden Holometabolie beigetragen; Formen mit vollkommener Verwandlung erscheinen jedenfalls erstmals mit Sicherheit in dieser Formation. Erst den Euholometabolen mit ihren primär langlebigen Imagines und ihren primär landlebenden Larven waren alle Möglichkeiten der Entfaltung geboten. Sie äußern sich in der während des **Mesozoikums** immer reicher werdenden, fossilen Insektenfauna, in welcher immer mehr, besonders vom oberen Jura ab, offenbar parallel mit der Entwicklung der Blütenpflanzen, die heute bei weitem überwiegenden, auf diese mittel- oder unmittelbar angewiesenen Gruppen der Hemipteroiden, der Coleopteren, der Hymenopteren, der Lepidopteren und der Dipteren in den Vordergrund treten. **Im Tertiär** nähert sich dann die Formenentfaltung immer mehr dem heutigen Zustand, in der Geiseltalfauna (Mitteleozän) besteht schon Übereinstimmung mit manchen rezenten Subfamilien, in der Bernsteinfauna (Obereozän-Unteroligozän) mit Gattungen und in der Fauna des Randecker Maars (Obermiozän) kommt vereinzelt schon Übereinstimmung mit (tropischen) Arten vor.

## 2.2. Die systematische Gliederung der Insekten

Im Anfang des wissenschaftlichen Verfahrens treten die Organismen nur als Individuen in Erscheinung, als konkrete Einzelgestalten, die erst durch ein mehr oder weniger weitgehendes Abstraktionsverfahren nach dem größeren oder geringeren Grad ihrer Ähnlichkeit zusammengefaßt und in eine gestufte Ordnung von Varietäten, Arten, Gattungen, Tribus, Familien usw. gebracht werden können. Betrachtet man das Ergebnis dieses ordnenden Vorgehens, das System, die hierarchische Stufenfolge der systematischen Kategorien, nicht nur als ein bequemes Mittel zur übersichtlichen Gliederung der Formenfülle der Lebewesen, sondern als Spiegelbild eines biologischen Phänomens, als naturgegebene, auf Naturgesetzen beruhende Ordnung, so sieht man ein, daß der Maßstab für die systematische Wertung der Ähnlichkeitsbeziehungen nicht einfach in der Ähnlichkeit selbst liegt, auch nicht in der Ähnlichkeit möglichst vieler Merkmale – sonst müßten die in Fig. 165 dargestellten ameisenähnlichen Wanzen miteinander und womöglich auch mit den Ameisen nahe verwandt sein – sondern daß er einer exakteren Begründung bedarf.



Fig. 165: Ameisenähnliche Wanzen. a *Dacerta* spec. (Pyrrhocoridae aus Paraguay), b *Myrmecalydus* spec. (Coreide aus Ceylon), c *Myrmecophyes alboornatus*, mikropteres ♂ (Miride aus Osteuropa).

### 2.2.1. Wesen und Methoden der Systematik

Seit DARWIN sollen im System die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Einzelformen, also ihre Verwandtschaft, dargestellt werden. Da die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse eine sehr schwierige Forschungsaufgabe ist, kann das System der Insekten weder vollständig noch dauerhaft sein, sondern muß vielmehr, besonders in seinen höheren Stufen, solange Änderungen unterworfen bleiben, wie unsere Einzelkenntnisse noch wachsen und unsere theoretischen Auffassungen sich wandeln können. Dieses notwendige Übel der Veränderlichkeit, das übrigens seit dem Aufkommen des Entwicklungsgedankens sich nur unwesentlich gesteigert hat, läßt sich indessen auf ein Mindestmaß herabsetzen, wenn methodisch einwandfrei vorgegangen wird. Das bedeutet in erster Linie, daß die phylogenetische Auffassung der systematischen Beziehungen als theoretische Interpretation objektiv feststellbarer Tatsachen, also nicht als Voraussetzung, sondern als Ziel des systematischen Arbeitens zu betrachten ist, wenn ein logischer Zirkel vermieden werden soll. Lediglich die Verwertung fossilen Materials bietet eine Möglichkeit der Einführung stammesgeschichtlicher Daten (nicht Deutungen) in die systematische Methodik. Im übrigen bildet Vielseitigkeit der Methoden das Mittel, die erzielten Ergebnisse auf ihre Richtigkeit zu prüfen.

Bei den Insekten wie bei allen Formen mit ausgeprägter Metamorphose ist z.B. zu fordern, daß die Jugendstadien in der gleichen Weise systematisch gruppiert werden wie die Imagoalstadien. Wo es unmöglich erscheint, Larven- und Imagoalstadien zur Deckung zu bringen, da liegt eine Unzulänglichkeit der Methode oder ein Fehler in ihrer Anwendung vor. Schon daraus ergibt sich, daß die Systematik sich grundsätzlich nicht auf fertige Organisationen oder gar nur auf die Untersuchung der Außenseite genadelter Sammlungsobjekte beschränken darf, wenn sie auch praktisch häufig dazu gezwungen ist.

Der systematischen Arbeit ist die Vorstellung vom Organismus in seinem ganzen Umfang zugrunde zu legen, die Individuen sind als Glieder von Fortpflanzungsgemeinschaften (Populationen) und Generationenketten zu erfassen, als Querschnitte durch ein Gestaltwandlungsgeschehen, das sich in bestimmten Umgebungen abspielt. Es sind also Ähnlichkeiten und Unterschiede jeweils zwischen verschiedenen Entwicklungsgängen, Generationenketten und Populationen festzustellen und auszuwerten, und dabei darf über dem morphologischen, auf fossile Formen ausgedehnten Vergleich weder der Gesichtspunkt der Funktion noch ihre und der Gestalt entwicklungsphysiologische Bedingtheit noch beider Abhängigkeit vom Erbgut und von der Umwelt vergessen werden. Dies gilt ganz besonders für jeden Versuch einer phylogenetischen Deutung, denn dabei handelt es sich stets darum, die Einflüsse und Kräfte, die in der Vergangenheit bei der Bildung systematischer Einheiten tätig gewesen sein mögen, an den gegenwärtig noch wirksamen und im Versuch prüfaren Faktoren zu ermessen.

Die Grundeinheiten für den Aufbau des Systems sind die Arten. Eine Art wird von zahlreichen variablen Einzelindividuen gebildet. Nach der in der Biologie jetzt nicht mehr angebrachten typologischen Betrachtungsweise ist eine Art «das zufällige Aggregat von Individuen, die die wesentlichen Eigentümlichkeiten des Typus (= Idealbild) der Art gemeinsam haben und mit der Artdiagnose übereinstimmen». Trotzdem muß mit dem typologischen Artbegriff auch heute noch vielfach in der zoologischen Systematik gearbeitet werden, wenn z.B. nach totem Sammlungsmaterial neue Arten beschrieben werden. Dabei ist allerdings zu beachten, daß vollkommen verschieden aussehende Individuen zu einer Art gehören können, z.B. bei einem stark ausgeprägten Sexualdimorphismus (s. S. 268, Fig. 157), den von den Imagines vollkommen verschiedenen Larvenformen der holometabolen Insekten (S. 218) oder der Ausbildung verschiedener Morphen in einer Art (Imagines, Arbeiter, Soldaten bei Termiten). In solchen Fällen versagt der morphologische Vergleich vollkommen. Erst durch das Aufzuchtexperiment kann die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Morphen bewiesen, die Variationsbreite der einzelnen Merkmale festgestellt und alle Erscheinungsformen einer Art erkannt werden.

Der Zuchtversuch erwies z.B. die Fülle der Zeichnungsmuster der Kohlwanze (Fig. 166), die vorher als das Ergebnis individueller Variation angesehen wurden, als das Resultat eines morphologischen Farbwechsels der Imago, die Staublaus *Nymphopsocus destructor* wurde im Zuchtversuch als kurzflügelige Variante von *Psyllipsocus ramburi* entlarvt, und sorgfältig ausgeführte Reinzuchten ergaben die Unhaltbarkeit der von früheren Autoren aufgestellten Behauptung, aus mehreren Larventypen von Chironomiden könnten Imagines einer und derselben Art gezogen werden. Der Versuch mit variierten Außenbedingungen (Temperaturversuch z.B.) gibt Auskunft über den Grad der Umweltlabilität von Form- und Zeichnungsmerkmalen und damit Anhaltspunkte für deren systematische Bewertung, der Kreuzungsversuch belehrt über den Grad der Verwandtschaft einander ähnlicher Formen wie über die Erbllichkeit und Kombinierbarkeit ihrer Merkmale (s. S. 260).

Da demnach der typologische (morphologische) Artbegriff unzulänglich erscheint, wird er durch den biologischen Artbegriff ersetzt, der die Art als eine Gruppe von Populationen betrachtet, die sich wirklich oder potentiell untereinander fortpflanzen. Die Individuen

---

Oberseite werden die hellen Flecken im Verlauf des imaginalen Lebens im Sinne der Pfeile mehr und mehr eingeschränkt. Den häufigsten Verlauf des Farbwechsels zeigt die mittlere Reihe (*consimile* bis *annulatum*), die vier untersten Phasen, die auch ganz schwarze Beine haben, werden nur selten erreicht. Handelt es sich in der oberen Querreihe um Ausfärbungsstadien, die mit der letzten Häutung erreicht werden, so sind alle anderen Formen nur Phasen der postmetabolen Entwicklung der Imago, die an einem Individuum ablaufen können.



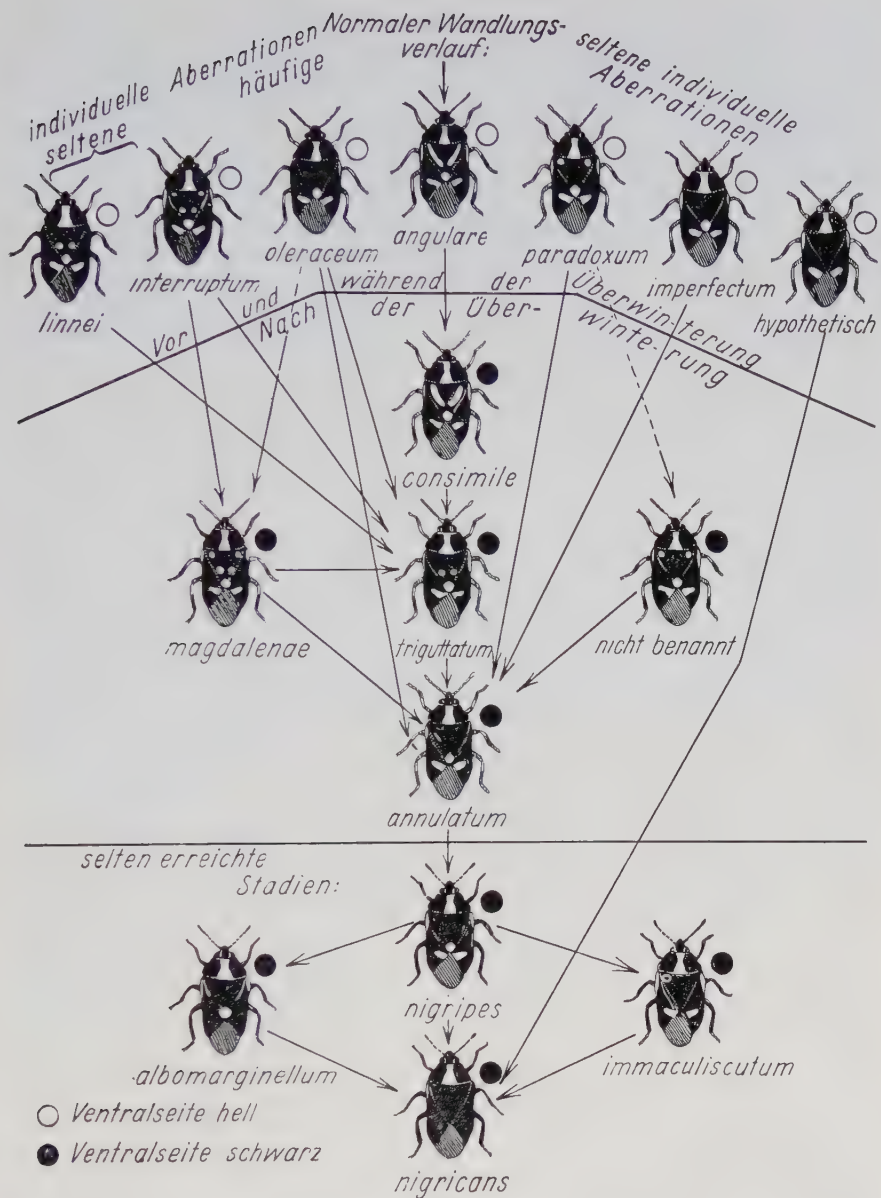


Fig. 166: Morphologischer Farbwechsel bei der Imago von *Eurydema oleraceum*. Wandlungsrichtung der Formen durch Pfeile angedeutet. Namen der Varianten und Phasen angegeben. (Nach MICHALK).

Die Kohlwanzen sind Beispiele dafür, daß nicht nur der weiße bis rote Farbgrund, sondern auch das Melaninmuster noch bei der Imago erhebliche Änderungen durch vermehrte Pigmentablagerung erleiden kann. Vor der Überwinterung ist die Unterseite bei allen Varianten (obere Reihe) hell, nach der Überwinterung ist sie schwarz, und auch auf der

Fortsetzung auf nebenstehender Seite

einer Art erkennen sich als potentielle Geschlechtspartner und suchen einander zum Zwecke der Fortpflanzung auf, wobei durch eine Vielfalt von Einrichtungen die innerartliche Fortpflanzung gesichert wird. Daneben ist die Art aber auch eine ökologische Einheit, die in Wechselbeziehungen zu anderen Arten steht, mit denen sie den Lebensraum teilt. Sie wird daher eindeutiger durch ihre Beziehungen zu den nicht zur gleichen Art gehörenden Populationen definiert als durch die Beziehungen der Individuen gleicher Art zueinander, d.h. also die Fortpflanzungsisolation von Populationen ist ein wichtigeres Kriterium als die Möglichkeit der unbegrenzten fruchtbaren Kreuzung der Individuen. Schließlich ist die Art auch eine genetische Einheit als Trägerin zahlreicher in allen Individuen vorhandener charakteristischer Gene. Daneben sind in den verschiedenen Genpools einer Art alle Gene in verschiedener Häufigkeit anwesend, die die genetische Variabilität der einzelnen Populationen der Art ermöglichen. In dem einzelnen Individuum wird daher nur ein Teil der Gesamtheit seiner Anlagen, seines Idiotypus, als sein Phänotypus manifestiert (verwirklicht).

Unter Zugrundelegung des biologischen Artbegriffes können die Arten kurz als natürliche Fortpflanzungsgemeinschaften definiert werden. Der Typus der Art ist demnach nur eine Abstraktion, d.h. ein Durchschnittsbild der variierenden Individuen einer Population.

Durch diese Definition der Art entsteht für die praktische systematische Arbeit eine Schwierigkeit; denn die Zuordnung eines Individuums zu der biologisch charakterisierten Kategorie Art setzt die Feststellung der Kreuzbarkeit oder Nichtkreuzbarkeit voraus, was in den meisten Fällen für den mit rezentem totem Material arbeitenden Entomologen genau so wenig wie für den Paläontologen möglich ist. So wird also gewöhnlich die Kreuzbarkeit nur indirekt erschlossen werden können. Es besteht demnach ein Unterschied zwischen der Art als Kategorie und der Art als Taxon.

Das Taxon Art wird seit LINNÉ mit zwei lateinischen oder latinisierten Namen gekennzeichnet, einem immer vorn groß geschriebenen Gattungsnamen, der ein Substantiv ist, und einem immer klein geschriebenen Artnamen, der ein Adjektiv oder Substantiv im Genitiv oder selten im Nominativ sein kann. Als Adjektiv richtet er sich in seiner Endung nach dem Geschlecht des Gattungsnamens. Außerdem sollte der Name des Autors und – durch ein Komma getrennt – die Jahreszahl der Veröffentlichung der Beschreibung angegeben werden. Autornamen und Jahreszahl werden in Klammern gesetzt, wenn die Art später in eine andere Gattung gesetzt wurde. Beispiele: *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758; *Blattella germanica* (Linnaeus, 1758), da LINNÉ die Art als *Blatta* beschrieben hatte. Die Autorennamen und Jahreszahlen werden in diesem Buch den wissenschaftlichen Namen im Register beigelegt.

Der Taxonom (Systematiker) muß den Beweis führen, daß ein vorliegendes Taxon (= Individuum oder Individuengruppe) zu einer bestimmten, durch Abstraktion gewonnenen Kategorie (= Durchschnittsbild) gehört, wozu zwar in erster Linie morphologische Merkmale zur Verfügung stehen, aber auch alles andere Beweismaterial herangezogen werden soll. Dabei verursacht die Variabilität mancher Arten erhebliche Schwierigkeiten, können doch ihre Extremvarianten einander weniger ähnlich sein als Vertreter einer anderen Art. Die Variabilität kann ökologische oder genetische Ursachen haben. Die von den Genen kontrollierten Merkmale können unter dem Einfluß von Umweltfaktoren bei einzelnen Individuen mehr oder minder starke Abwandlungen oder Modifikationen erfahren, die nicht vererbt werden (S. 260) oder die Erbanlagen erleiden Abänderungen oder Mutationen (S. 260), die dann mit der genetischen Information den nächsten Generationen weitergegeben werden und der Auswahl oder Selektion durch die Umwelteinflüsse unterliegen. Zur systematischen Abgrenzung der Arten muß also auch die Modifikationsbreite ihrer Merkmale erfaßt bzw. bei Mutanten entschieden werden, ob sie noch zum Genreservoir der Art gehören oder nicht. Daher reicht es für eine moderne taxonomische Arbeit nicht mehr aus, einzelne Exemplare als Typen der Art festzulegen, sondern es müssen vielmehr zur Kennzeichnung der Variationsbreite ganze Serien gesammelt und aufbewahrt werden. Daneben müssen aber auch durch Zuchten unter verschiedenen Umweltbedingungen

(S. 434) und Vererbungsexperimente die Grenzen der ökologischen Variabilität ermittelt und von den genetisch bedingten Varianten getrennt werden. Weitere wertvolle Informationen erhält die moderne Systematik auch aus der vergleichenden Betrachtung anatomischer Merkmale, besonders auch von Bau und Zahl der Chromosomen, biochemischer Vorgänge, Unterschiede in der DNS-Struktur und den Aminosäure-Sequenzen, verschiedener Verhaltensweisen, ökologischer Ansprüche und Nahrungsspektren. Aber die Erfassung aller dieser nicht morphologischen Eigenschaften ist nur an lebenden Tieren mit großem Zeitaufwand und daher nur in Einzelfällen möglich. Daher muß der Taxonom auch weiterhin in erster Linie mit morphologischen Merkmalen arbeiten. Er muß sich dabei allerdings der Vorläufigkeit seiner Aussagen bewußt sein.

Auch bei der Aufstellung eines Systems, das wie oben (S. 289) bereits ausgeführt wurde, die Stammesgeschichte widerspiegeln soll, ist man in noch höherem Grade als bei der Feststellung der Art auf die vergleichende Morphologie angewiesen. Das System bringt Ordnung in die Mannigfaltigkeit der Organismen durch Aufsuchen von Ähnlichkeiten. Diese sind für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte nicht gleichwertig. So muß zwischen Analogien und Homologien unterschieden werden. Erstere sind parallel und unabhängig voneinander entstanden. Sie führen zu konvergenten phylogenetischen Entwicklungsreihen ähnlich funktionierender Teile und sind für die phylogenetische Forschung ungeeignet, müssen aber richtig erkannt werden. Zwei Fälle sind hier zu unterscheiden:

a) Die Konvergenz tritt (z.B. infolge gleichartiger Lebensweise) unabhängig in verschiedenen, nicht miteinander verwandten Tiergruppen auf. Wenn z.B. die Wanze *Scaptocoris* (Fig. 167) in ihrem gesamten Erscheinungsbild dem ebenfalls (zeitweilig) grabenden Jünikäfer ähnlich ist, so ist dieses lediglich der Ausdruck des gleichen Lebensformtyps (Bewegungsformtyps, S. 413 ff.). b) Es können aber auch konvergente Entwicklungen in Verwandtschaftsgruppen unabhängig voneinander auftreten. Man spricht dann von parallelen Entwicklungsreihen (vgl. die unten als Beispiel skizzierte Phylogenese der Nasutitermitinae). Diese zu erkennen ist nicht immer leicht und kann daher oft zur falschen Einordnung und Wertung einzelner Einheiten im Entwicklungstrend infolge einseitiger Betrachtung eines Merkmals führen.

Die Phylogenese-Forschung muß mit den Homologien arbeiten. Darunter versteht man Organe oder Merkmale, die in der Stammesgeschichte auseinander hervorgehen und historisch in gleicher Weise bedingt sind, die also nach ontogenetischer und phylogenetischer Herkunft, nach Bau und Lage gleich sind. Bei Vergleich kann festgestellt werden, daß sie bei den einen Arten noch ursprünglicher, der Stammform ähnlicher ausgebildet sind, während sie bei anderen Arten davon stärker abweichen, also stärker abgeleitet sind. Nach HENNIG werden die ersteren als Plesiomorphien (plesiomorphe Merkmale) den letzteren, den Apomorphien (apomorphe Merkmale) gegenübergestellt. Diese Beurteilung der Merkmale kann aus ihrer Ontogenie, die nach dem «biogenetischen Grundgesetz» von HAECKEL eine Wiederholung der Stammesgeschichte darstellt, und gegebenenfalls auch



Fig. 167: Grabende, käferähnliche Wanze *Scaptocoris talpa* (Cydnide) aus Guatemala, Seitenansicht, rechtes Vorderbein mit dargestellt. Vergr. 6 ×.



aus paläontologischen Befunden erfolgen. Dabei darf allerdings nicht übersehen werden, daß die ontogenetische Herstellung eines morphologischen Gebildes weder in entwicklungsgeschichtlicher noch in entwicklungsphysiologischer Hinsicht ein getreues Abbild seiner phylogenetischen Entwicklung zu sein braucht. Die Beurteilung ist aber auch deshalb schwierig, weil die Evolution in zwei entgegengesetzte Richtungen gehen kann. Bei der degenerativen Evolution werden die ursprünglichen Merkmale immer mehr vereinfacht und schließlich vollständig reduziert, während bei der konstruktiven Evolution die ursprünglich einfachen Merkmale weiter ausgebaut und komplizierter werden. Beide Trends können nebeneinander auftreten und deutliche Korrelationen aufweisen.

So haben z.B. die ursprünglichen Arten der Nasutitermitinae verhältnismäßig große Soldaten mit kräftigen Beißmandibeln und entsprechend gut ausgebildeten Mandibelmuskeln, und mit einer kleinen Stirndrüse und einer Fontanelle (Öffnung der Stirndrüse nach außen) auf einer kleinen warzenförmigen Erhebung. Im Laufe der Stammesentwicklung vergrößert sich die Stirndrüse immer mehr und wird dadurch zu einer besseren Verteidigungswaffe als die Beißmandibeln, indem ihr auf den Gegner (meistens Ameisen) ausgegossenes Sekret diesen verklebt und bewegungsunfähig macht. Gleichzeitig wird die ihre Öffnung tragende Fontanelle immer stärker nach vorn verlängert und schließlich zu einer Nase ausgezogen, die dem Kopf die charakteristische Nasutusform (Fig. 189) gibt. Während also die Kopfdrüse und ihre Fontanelle einen konstruktiven Entwicklungsprozeß durchmachen, zeigen entsprechend dazu die Mandibeln eine degenerative Evolution. Sie verlieren ihre Zähnnchen an der Schneide, werden in ihrem Schneidenteil immer schmaler und schwächer; schließlich wird der Schneidenteil zu einem kleinen Spitzchen reduziert, das bei stark abgeleiteten Formen auch gar vollständig verschwindet. Bei den Nasutitermitinae kann man wenigstens zwei solche parallel zueinander verlaufenden Entwicklungsreihen feststellen, die vom gleichen Ausgangspunkt herkommend zu sehr ähnlichen Ergebnissen führen. Daß es sich um zwei Entwicklungsreihen handeln muß, geht aus der Betrachtung anderer Merkmale, z.B. der Mandibeln der Arbeiter und Imagines, hervor. Parallele Entwicklungstrends können daher zur Feststellung des Verwandtschaftsgrades nicht herangezogen werden. Außerdem sehen wir an diesem Beispiel, daß Analogie (funktionelle Gleichheit) mit Homologie zusammenfallen kann.

Die Geschwindigkeiten nebeneinander verlaufender Entwicklungstendenzen verschiedener Merkmale derselben Art brauchen nicht gleich zu sein, weshalb bei einer Art ursprüngliche und abgeleitete Merkmale nebeneinander vorkommen können. So kann z.B. der stärkere Selektionsdruck auf ein Merkmal für dessen raschere Entwicklung von großer Bedeutung werden. Die Kombination aller Merkmale einer Art oder Gattung ermöglicht die Beurteilung ihrer phylogenetischen Entwicklungshöhe, d.h. ihrer Spezialisationshöhe.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten und höheren Gruppen lassen sich in einem Evolutionsschema darstellen. Dazu verwendet man in der Regel die Form eines Stammbaumes, d.h. man zeichnet ein Verzweigungsschema, das von der Stammform als einfache Linie ausgeht, um sich dann nach oben wie ein Baum immer mehr zu verzweigen. Die Verzweigungen treten dann auf, wenn ein neuer Entwicklungstrend bei einem Teil der Gruppe eintritt (Kladogenese). Man muß sich dabei bewußt sein, daß die Ordinate dieses in ein Koordinatensystem eingetragenen Verzweigungsschemas die Zeit ist. Die Abszisse zeigt die Kladogenese, die in Wirklichkeit, wie bei einem Baum die Verzweigung, nicht in der Fläche, sondern im dreidimensionalen Raum verlaufen wird und daher in unserem Stammbaumschema nur die Projektion auf die Fläche darstellen kann. Man kann mit einem solchen Stammbaum nur dann die Phylogenese einer Tiergruppe aufzeigen, wenn Fossilien als Belege für die Entwicklung in der Vergangenheit vorliegen. Da bei den Insekten verhältnismäßig nur sehr wenige Fossilien bekannt sind, kann nur für die großen Gruppen (Ordnungen) ein solcher Stammbaum konstruiert werden, und das auch nur mit großer Unsicherheit. Für alle kleineren taxonomischen Gruppen kann man, da aussagekräftige Fossilien fehlen, die verwandtschaftlichen Beziehungen in der Regel nur durch vergleichende (anatomische, aber auch ontogenetische, ethologische, physiologische, biochemische, genetische, ökologische, tiergeographische usw.) Untersuchungen erschließen. Alle Formen,

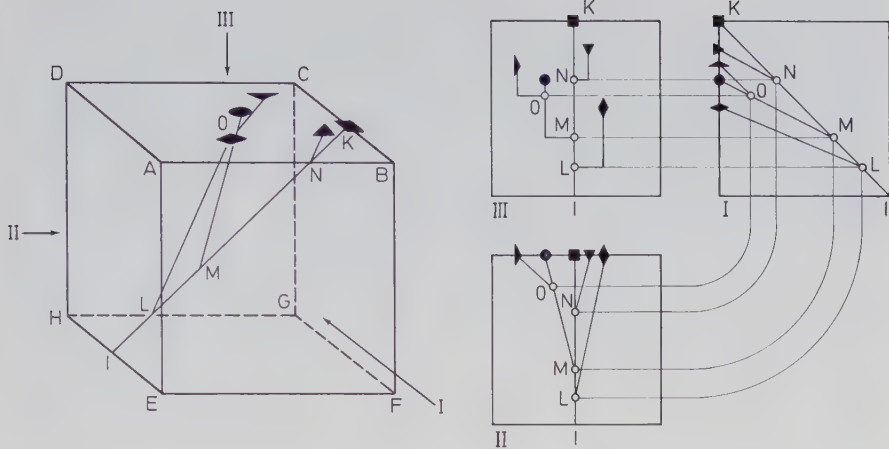


Fig. 168: Evolutionsschema (Stammbaum) in einem dreidimensionalen Koordinatensystem (A-H) und die drei möglichen Richtungen, (I-III), von denen aus es gesehen und auf eine Fläche projiziert werden kann. Daneben, stärker verkleinert, die 3 möglichen Projektionen, wovon die beiden linken in der Phylogeneseforschung häufig zur Darstellung von Verwandtschaftsverhältnissen verwendet werden. (Nach W. WAGNER).

Die verschieden geformten schwarzen Zeichen stellen in der Gegenwart lebende Arten oder Gruppen dar. I ist die Stammform, L-O ausgestorbene, höher entwickelte Formen, wo bei einem Teil der Gruppe ein neues Merkmal bzw. ein neuer Entwicklungstrend aufgetreten ist, also Kladogenese einsetzte. Von den Projektionen ist links unten die des Stammbaumes auf die Fläche ABEF; die Ordinate stellt die Zeit, die Abszisse die Kladogenese dar. Darüber die Projektion auf die Ebene ABCD; dabei wird der Stammbaum von oben betrachtet, die Punkte I-O sind nur zu sehen, wenn die Projektionsfläche durchsichtig gedacht ist; die Abszisse zeigt hier die Kladogenese, die Ordinate die Entwicklungshöhe. Auf der rechten Projektion ist die Abszisse die Zeit und die Ordinate die Entwicklungshöhe.

an denen diese Untersuchungen durchgeführt werden können, liegen in der Gegenwart, also beim Stammbaumschema in einer Zeitebene, in dem oben entwickelten Schema auf der obersten waagrechten Linie. Es ist daher unmöglich, diese gleichzeitig lebenden verschieden stark apomorph oder plesiomorph erscheinenden Formen unmittelbar voneinander ableiten zu wollen. Sie sind in einer Ebene liegenden Glieder eines Stammbaumes, den man von oben betrachtet. Man kann dabei nur die Kladogenese und die Evolutionshöhe der Tiere erkennen. Das Evolutionsschema, das man dadurch erhält, sieht anders aus als der Stammbaum, da in ihm die Evolutionshöhe die Ordinate bildet, die nicht unbedingt mit der Zeit zusammenfallen muß, da die Evolutionsgeschwindigkeit sowohl der einzelnen Arten als auch der einzelnen Merkmale einer Art verschieden sein kann. Die Abszisse ist in diesem Schema wieder die Kladogenese. Die Zeit bleibt unberücksichtigt. Die Herstellung eines solchen Evolutionsschemas ist immer nur ein Postulat und kann auch bei Anwendung einer logischen Methode niemals den Anspruch auf Endgültigkeit erheben. Sie kann vielmehr nur die nach dem Stand des augenblicklichen Wissens wahrscheinlichste Möglichkeit aufzeigen, wonach allerdings der der Wissenschaft verpflichtete Taxonom ringen muß. Um dieses Ziel zu erreichen, werden verschiedene Methoden verwendet, die alle objektiv sein wollen, d.h. von jedem anderen nachvollziehbar, wenn er sich die Methode zu eigen macht. Es kann hier nicht der Ort sein, auf die einzelnen Methoden näher einzugehen. Es kann nur auf die am meisten diskutierten hingewiesen werden, soweit sie auch für das Verständnis des hier gebrauchten Systems notwendig sind.

Die (besonders in Amerika betriebene) «numerische Taxonomie» (Phenetik) versucht zum Aufbau eines Systems, also zur Feststellung der Rangordnung systematischer Einheiten, den Grad der Ähnlichkeit von Merkmalen als Indizes oder Klassenwerte in Zahlen auszudrücken und von möglichst vielen Merkmalen – etwa unter Einsatz von Computern – statistisch auszuwerten. Dabei werden alle Merkmale als phylogenetisch gleichwertig betrachtet, wodurch weitgehende Objektivität erreicht werden soll. Die beiden Voraussetzungen dieser Methode, Ähnlichkeit und Gleichbewertung der Merkmale, sind irrig, weshalb auch ihre exakte statistische Auswertung zu keinem brauchbaren, der Wahrheit entsprechenden Ergebnis führen kann.

Ihr steht als Alternativlösung die «phylogenetische Systematik» (von HENNIG) gegenüber. Sie gründet sich auf ein klares Argumentierungsverfahren der Systematik und geht von der durch die Genetik erhärteten Tatsache aus, daß bei Hemmung des Genaustausches in zwei durch sexuelle Isolierung (die z. B. durch geographische Trennung zustande kommen kann) getrennten Teilpopulationen einer vormals panmiktischen Population wenigstens in einer der beiden Teilpopulationen eine bisher wegen ihrer Seltenheit praktisch nur heterozygot vorhandene Mutante dank jetzt möglich werdender Homozygotie manifestiert werden kann. Es werden also in den beiden getrennten Populationen abweichende

Tab. 5: Das «phylogenetische System» der Klasse Insecta nach HENNIG 1969

1.	Entognatha	2.2.2.2.3.2.2.	Condylognatha
1.1.	Diplura	2.2.2.2.3.2.2.1.	Thysanoptera
1.2.	Ellipura	2.2.2.2.3.2.2.2.	Hemiptera
1.2.1.	Protura	2.2.2.2.3.2.2.2.1.	Heteropteroidea
1.2.2.	Collembola	2.2.2.2.3.2.2.2.1.1.	Coleorrhyncha
2.	Ectognatha	2.2.2.2.3.2.2.2.1.2.	Heteroptera
2.1.	Archaeognatha	2.2.2.2.3.2.2.2.2.	Sternorrhyncha
2.2.	Dicondylia	2.2.2.2.3.2.2.2.2.1.	Aphidomorpha
2.2.1.	Zygentoma	2.2.2.2.3.2.2.2.2.1.1.	Aphidina
2.2.2.	Pterygota	2.2.2.2.3.2.2.2.2.1.2.	Coccina
2.2.2.1.	Palaeoptera	2.2.2.2.3.2.2.2.2.2.	Psyllomorpha
2.2.2.1.1.	Ephemeroptera	2.2.2.2.3.2.2.2.2.2.1.	Aleyrodina
2.2.2.1.2.	Odonata	2.2.2.2.3.2.2.2.2.2.2.	Psyllina
2.2.2.2.	Neoptera	2.2.2.2.3.2.2.2.3.	Auchenorrhyncha
2.2.2.2.1.	Plecoptera	2.2.2.2.3.2.2.2.3.1.	Fulgoriformes
2.2.2.2.2.	Paurometabola	2.2.2.2.3.2.2.2.3.2.	Cicadiformes
2.2.2.2.2.1.	Embioptera	2.2.2.2.4.	Holometabola
2.2.2.2.2.2.	Orthopteromorpha	2.2.2.2.4.1.	Neuropteroidea
2.2.2.2.2.2.1.	Blattopteriformia	2.2.2.2.4.1.1.	Megaloptera
2.2.2.2.2.2.1.1.	Notoptera	2.2.2.2.4.1.2.	Raphidioptera
2.2.2.2.2.2.1.2.	Dermaptera	2.2.2.2.4.1.3.	Planipennia
2.2.2.2.2.2.1.3.	Blattopteroidea	2.2.2.2.4.2.	Coleoptera
2.2.2.2.2.2.1.3.1.	Mantodea	2.2.2.2.4.3.	Strepsiptera
2.2.2.2.2.2.1.3.2.	Blattodea (Blattaria + Isoptera)	2.2.2.2.4.4.	Hymenoptera
2.2.2.2.2.2.2.	Orthopteroidea	2.2.2.2.4.5.	Siphonaptera
2.2.2.2.2.2.2.1.	Ensifera	2.2.2.2.4.6.	Mecopteroidea
2.2.2.2.2.2.2.2.	Caelifera	2.2.2.2.4.6.1.	Amphiesmenoptera
2.2.2.2.2.2.2.3.	Phasmatodea	2.2.2.2.4.6.1.1.	Trichoptera
2.2.2.2.3.	Paraneoptera	2.2.2.2.4.6.1.2.	Lepidoptera
2.2.2.2.3.1.	Zoraptera	2.2.2.2.4.6.2.	Antliophora
2.2.2.2.3.2.	Acercaria	2.2.2.2.4.6.2.1.	Mecoptera
2.2.2.2.3.2.1.	Psocodea (Copeognatha + Phthiraptera)	2.2.2.2.4.6.2.2.	Diptera



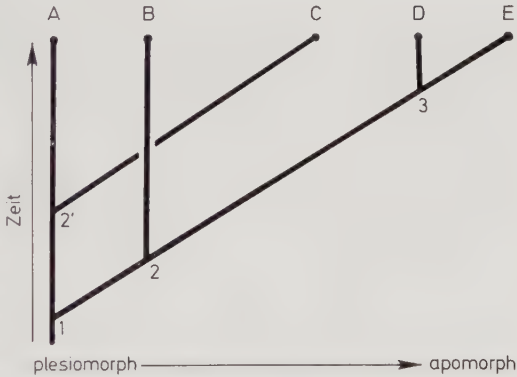
Entwicklungstrends eingeleitet werden, wodurch zwei Schwestergruppen entstehen. Die Entfaltung der Organismen muß daher nach dem Wahrscheinlichkeitsgesetz überwiegend dichotom erfolgen. Will man die Verwandtschaft zweier Gruppen feststellen, so muß man ihre Übereinstimmung in (wenigstens einem Paar) apomorphen Merkmalen, ihre Synapomorphien nachweisen. Die Übereinstimmung in plesiomorphen Merkmalen, die Sympletiomorphien, sind ebenso wenig wie die nur einer der beiden Gruppen zukommenden apomorphen Merkmale, die Autapomorphien zur Feststellung der Verwandtschaft geeignet. Die richtige Beurteilung einer Dichotomie ist erst erwiesen, wenn zu einer Gruppe auch eine Schwestergruppe nachgewiesen ist. Es ist dabei zu bedenken, daß eine Gruppe im Lauf der Stammesgeschichte auch schon ausgestorben sein kann. Nach dieser Methode hat HENNIG ein System für die Insekten ausgearbeitet, das auf S. 296 wiedergegeben ist. Dabei verzichtet er auf die Bezeichnung der höheren Kategorien mit den konventionellen Namen (Überordnung, Ordnung, Unterordnung, Tribus usw.). Die Stellung der Gruppen im hierarchischen System wird hier vielmehr klarer durch Zahlenfolgen gekennzeichnet, aus deren letzten Ziffer sich jeweils das Schwestergruppenverhältnis entnehmen läßt. Schwestergruppen werden mit 1 und 2 bezeichnet. Höhere Ziffern werden dann gebraucht, wenn die Verwandtschaftsbeziehungen noch nicht deutlich erkannt sind. Die konsequente Anwendung dieser Methode führt bei der Klassifikation einer Tiergruppe zur Einführung zahlreicher neuer Kategorien und Namen, da man die Gruppen immer nur paarweise zusammenfassen kann. Dadurch wird das System allerdings ziemlich unübersichtlich, weshalb auch schon die Trennung zwischen Phylogeneseforschung und Klassifikation für den praktischen Gebrauch vorgeschlagen wurde.

Wie bei allen Regeln in der Biologie so gibt es auch bei der dichotomen Verzweigung des Stammbaumes Ausnahmen, wenigstens bei der Artenentstehung. So kann man sich z.B. die Entwicklung der zahlreichen endemischen Heuschreckenarten und -gattungen Anatoliens, die in ihrem Vorkommen meistens nur auf ein Bergmassiv beschränkt sind, nur so vorstellen, daß eine ursprünglich über ganz Anatolien gleichmäßig verbreitete Art durch die Klimaverschlechterung im Diluvium in verschiedene Populationen getrennt und auf weit auseinanderliegenden Refugien isoliert wurde, wo sich diese dann verschieden weiterentwickelt haben. Diese Refugien sind auch für andere Insektengruppen zu Artbildungszentren geworden.

Die Aufstellung eines Evolutionsschemas, das von den unteren Kategorien ausgehen muß, wo der Zeitfaktor infolge Fehlens brauchbarer Fossilien nicht festgestellt werden kann, versucht die Methode der «dynamischen Taxonomie» (von W. WAGNER). Sie untersucht einerseits die Trends, die veränderlichen, gleitenden Merkmale, mit dem Ziel der Ein-

Fig. 169: Phylogenetisches Verzweigungsschema. (Nach ASHLOCK 1971).

Holophyletische Gruppen sind AC (gemeinsamer Ahne 2'), DE (3), BDE (2), ABCDE (1), paraphyletische Gruppe (AB unvollständige holophyletische Gruppe, da bei dem gemeinsamen Ahnen 1 die Gruppen CDE ausgeschlossen sind), polyphyletische Gruppe CDE (kein gemeinsamer direkter Ahne). Monophyletische Gruppen sind im Sinn von ASHLOCK die holophyletischen und paraphyletischen Gruppen, nach HENNIG nur die holophyletischen.



stufung der Einheiten nach der Entwicklungshöhe, und andererseits ihre durch Auftreten neuer Trends erkennbare kladogenetische Sonderung in verschiedenen Stammesreihen.

Wenn ein System die Verwandtschaft widerspiegeln soll, dann können immer nur solche Organismen zusammengefaßt werden, die auf die gleichen Vorfahren zurückgeführt werden können, also monophyletisch sind. Die Alternative zur monophyletischen Gruppe ist die polyphyletische Gruppe. Sie liegt vor, wenn jeweils einige Nachkommen von zwei oder mehreren Stammgruppen zu einer Gruppe zusammengefaßt werden. So hat z.B. LINNÉ als Aptera alle flügellosen Insekten vereinigt, die nur durch die Flügellosigkeit einander ähnlich sind, aber keine verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander haben. Solche Gruppen, die sich allein auf Ähnlichkeit infolge konvergenter (paralleler) Entwicklung gründen, sind – darüber herrscht heute kein Zweifel mehr – für die Aufstellung eines Systems nicht geeignet. Dagegen bestehen aber noch verschiedene Auffassungen darüber, was unter Monophylie zu verstehen ist. Nach HENNIG muß eine monophyletische Gruppe alle bekannten Nachkommen einer einzigen Stammgruppe umfassen. Eine solche Gruppe ist mit ziemlicher Sicherheit die Ordnung der Flöhe. Im Insektensystem finden sich wie auch im System der meisten anderen Tierklassen als Ordnungen oder andere höhere Kategorien Gruppen, die nicht alle Nachkommen ausgeschlossen lassen. Solche Gruppen nennt HENNIG paraphyletische Gruppen. Er glaubt, daß sie keine wirklichen Verwandtschaftsbeziehungen ausdrücken und daher für den Aufbau eines Systems nicht verwendet werden dürfen. Deshalb werden von HENNIG Gruppen wie die «Thysanura», die wegen ihrer zahlreichen Symplesiomorphien fast von allen Autoren als eine natürliche Einheit angesehen werden, zerrissen, indem die Archaeognatha als Schwestergruppe den Dicondylia (= Zygentoma + Pterygota) gegenübergestellt werden. Es bestünde demnach kein großer Unterschied zwischen einer paraphyletischen und einer polyphyletischen Gruppe. ASHLOCK dagegen gibt zu bedenken, daß die paraphyletische Gruppe sich auf Ähnlichkeiten (Symplesiomorphien) gründet, die primitiver sind als in der ausgeschlossenen «monophyletischen» Gruppe im Sinn von HENNIG. Die paraphyletische Gruppe ist somit nur ein Teil einer umfassenderen monophyletischen Gruppe. Er bezeichnet daher die «monophyletische» Gruppe von HENNIG als holophyletisch und faßt sie zusammen mit der paraphyletischen Gruppe als Unterkategorien der monophyletischen Gruppe (im weiteren Sinn) auf. Diese Auffassung der Monophylie dürfte mehr den natürlichen Verhältnissen entsprechen. Demnach ist festzustellen: Polyphylie gründet sich auf Ähnlichkeit infolge konvergenter Entwicklung. Polyphyletische Gruppen sind künstlich und daher für den Aufbau eines Systems nicht zu gebrauchen. Monophylie gründet sich auf Ähnlichkeit durch Synapomorphie (Holophylie) und auch auf Ähnlichkeit durch Symplesiomorphie (Paraphylie). Sowohl holophyletische als auch paraphyletische Gruppen sind nach ASHLOCK als Bausteine für ein System geeignet.

## 2.3. Die wichtigsten Abwandlungen des Grundplans der Insektenorganisation in systematischer Ordnung

### Vorbemerkungen

Der folgenden systematischen Übersicht wird bis auf einige Ausnahmen bei kleinen, in ihrer Stellung wegen vieler noch fehlender Informationen unsicheren Gruppen das von HENNIG erarbeitete System in seinen Hauptzügen zugrundegelegt. Die im allgemeinen als monophyletische Gruppen gesicherten konventionellen Ordnungen werden als Hauptüberschriften mit Numerierung hervorgehoben. Wir müssen uns dabei aber bewußt sein, daß sie untereinander nicht alle phylogenetisch gleichwertig sind, wie aus der Übersicht auf S. 296 hervorgeht. Die konventionellen Überordnungen werden als Zwischenüberschriften gebracht, ebenso die nach der phylogenetischen Systematik nötigen Gruppenbezeichnungen, die bisher in Lehrbüchern noch nicht oder nur unvollständig gebraucht

wurden. Die Beifügung einer kurzen Charakterisierung und des Umfangs der Gruppenbezeichnungen sollen dem Studierenden einen Vergleich mit der konventionellen Gliederung ermöglichen. Zwischenüberschriften in Kursivschrift bringen schließlich noch weitere eingebürgerte zusammenfassende Bezeichnungen für sicher nicht monophyletische Gruppen. Bei der Verwendung der konventionellen Bezeichnungen der Überordnungen, die auf *-oidea* enden, entstand noch eine nomenklatorische Schwierigkeit, da in neuerer Zeit die Überfamilien mit der Endung *-oidea* bezeichnet werden, wie schon lang die Familien durch *-idae* und die Unterfamilien durch *-inae*. Es kann daher vorkommen, daß Überfamilienamen und Überordnungsamen gleich lauten, was natürlich nicht sein darf, so kann z.B. Ephemeroidea sowohl eine Überordnung als auch eine Überfamilie in dieser Überordnung bedeuten. Es ist daher zweckmäßig, daß die Überordnungsamen auf *-oidea* ausgemerzt werden, wenigstens dort, wo eine Verwechslung möglich ist. Sie sind in der folgenden Übersicht durch Synonyme ersetzt worden und selbst um eine Vergleichsmöglichkeit sicherzustellen in Klammern beigefügt. Von den Kategorien unterhalb der Ordnung werden alle Unterordnungen gebracht, außerdem eine Auswahl der wichtigsten Familien. Zwischenkategorien wurden, wo es zweckmäßig erschien, eingefügt, aber ohne Kategoriebezeichnung. Als Beispiele für die Familien werden einzelne Gattungen gelegentlich auch Arten genannt, von denen auch an anderer Stelle im Buch die Rede ist. Bei allen Arten wird im Namenverzeichnis die Familie angegeben, so daß eine Einordnung der genannten Arten ins System leicht ermöglicht wird.

Im systematischen Teil wird die nachstehende **Skala zur Bezeichnung der Körperlänge** der Insekten verwendet: unter 0,2 cm winzig, 0,2–0,5 cm sehr klein, 0,5–1 cm klein, 1–3 cm mittelgroß, 3–5 cm groß, 5–8 cm sehr groß, über 8 cm riesig, über 20 cm übergroß. Die **Körpermasse** läßt sich aus der Länge nicht ablesen, große Länge geht oft mit äußerst schlankem Bau Hand in Hand.

Die kleinsten Insekten sind gewisse Käfer (Trichopterygiden, 0,25 mm und darüber) und Schlupfwespen (Mymariden, Eiparasiten, 0,2 mm und darüber), die winziger sind als die größeren Protozoen (z.B. *Paramaecium*). Auf der anderen Seite übertreffen manche Käfer (Dynastinen, Cerambyciden) auch an Körpermasse die kleinsten Säugetiere, gewisse, allerdings sehr schlanke Phasmiden erreichen über 30 cm Länge und einige karbonische Protodonaten (z.B. die Riesenlibelle *Meganeura monyi* aus dem mittleren Oberkarbon Englands) haben es zu einer Länge von 30 und einer Spannweite von 75 cm gebracht. Vielleicht hat es sich hier schon um Exzessivbildungen gehandelt, die sich auch nicht gehalten haben. Die ursprünglichsten Insekten dürften aber wenigstens mittelgroß gewesen sein. Winzige und sehr kleine Formen sind im Verhältnis zu größeren verwandten Formen niemals ursprünglich.

Trotz Schwankens der Körpergröße in weiten Grenzen bleibt die Stellung der Insekten in der **Größenordnung** der Tiere sehr bescheiden, was ohne Zweifel mit ihren besonderen baulichen Eigenschaften zusammenhängt. Den kiemenatmenden Krebsen ist bei ihrer erheblicheren Größenentwicklung die gewichtsvermindernde Wirkung des Wassers zugute gekommen, die bei den Insekten als primär landlebenden und durch Tracheen atmenden Formen wegfällt. Möglicherweise haben die Tracheenatmung und die mit ihr zusammenhängende besondere Form des Kreislaufs auch unmittelbar dazu beigetragen, die Größe der Insekten in so bescheidenen Grenzen zu halten.

Der innere Bau bleibt von den Differenzen der Körpergröße nicht unberührt: Bei den Dipteren zeigen kleinere neben nah verwandten größeren Arten relativ kürzere Malpighigefäße, größeren Durchmesser des Darms und starke Abflachung des Darmepithels, umfangreichere und weniger aufgeteilte Flugmuskulatur, weniger Ommatidien und weniger Flügelladern. Bei Käfern und Hymenopteren fällt innerhalb der Verwandtschaftsreihen



das relative Gehirngewicht mit zunehmender Körpergröße, ebenso wie während des Larvenwachstums besonders der Holometabolen. Die Pilzkörper werden oberflächen-, ihre Calixneurone zahlreicher, während die Zentralkörper relativ kleiner werden.

Manche dieser Größenbeziehungen sind von der Konstruktion her leicht zu verstehen: die zellkonstanten Ommatidien (S. 122) z.B. können nicht unter ein gewisses Maß verkleinert werden, bei sehr kleinen Formen muß sich ihre Zahl verringern, und der Durchmesser des Darms kann auch bei äußerster Abplattung seines Epithels nicht unter ein Minimum sinken, wenn noch ein Lumen erhalten bleiben soll.

Besonders wesentlich ist die Körpergröße für die visuelle Wirkung der Farb- und Formtrachten: Ameisenähnlichkeit z.B. kann ökologische Bedeutung nur haben, wenn der «Nachahmer» auch in der Größe dem «Modell» entspricht und sinngemäß gilt dasselbe für Ähnlichkeit mit Pflanzenteilen usw.

## Hemimetabola

Insekten mit unvollkommener Verwandlung, wobei die Larven mit jeder Häutung immer imagoähnlicher werden (siehe S. 216).

*Apterygota* (primär flügellose Insekten: Ordnungen 1–5)

### 1. Unterklasse: Entognatha (Entotropha), Sackkiefler

Die Entognatha sind im Bau ihrer Fühler ursprünglicher als alle anderen Insekten. Sie haben Gliederantennen, bei denen alle Fühlerglieder mit Ausnahme des letzten, eigene Muskeln besitzen (Fig. 36a), während die Antennen aller Ektognatha Geißelantennen sind, bei denen sich die Muskulatur nur in den beiden basalen Gliedern, dem Scapus und Pedicellus befindet (Fig. 36b). Außerdem besitzen die Entognatha zahlreiche, nur ihnen eigene abgeleitete Merkmale. Davon sind die wichtigsten die Artikulation der Mundwerkzeuge: Durch Verwachsung des Labiums mit den Wangen der Kopfkapsel wird eine Tasche gebildet, an deren Innenseite die verlängerten und hochspezialisierten Mandibeln und Maxillen artikulieren. Außerdem sind die Komplexaugen reduziert und die Malpighigefäße rudimentär.

Über die Gruppierung und Wertung der 3 hierhergehörenden Ordnungen herrscht noch keine Einigkeit. Die Diplura sind wohl am ursprünglichsten, weshalb sie an den Anfang des Systems zu setzen sind, wenn sie auch schon einige abgeleitete Merkmale haben. Die Protura und Collembola besitzen bereits viele abgeleitete Merkmale. Bei ersteren wird die normale Segmentzahl des Abdomens erst in postembryonaler Entwicklung, bei letzteren aber nie erreicht. HENNIG hält die Entognatha für eine monophyletische Gruppe mit den Schwestergruppen Diplura und Ellipura und sieht in letzteren ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Protura und Collembola. Es wird allerdings auch von anderer Seite die monophyletische Entstehung der Entognathie bezweifelt und die Collembola den Diplura und Protura, die dann als Diplura in einer Überordnung vereint werden, gegenübergestellt.

### 1. Ordnung: Diplura, Doppelschwänze (Fig. 170)

Familien: Campodeidae (Fig. 170a, b), Projapygidae (Fig. 170c) und Japygidae (Fig. 170d–f).

Von organischen Abfallstoffen unter Steinen, in der Erde, in Höhlen usw. lebende, meist wärmeliebende und daher nicht weit nach den Polen zu vordringende, zarthäutige, gegen Austrocknung empfindliche, blinde Dunkeltiere von meist sehr geringer Größe. *Heterojapyx* mit gegen 5 cm Länge bildet eine Ausnahme. Etwa 400 Arten sind bekannt.

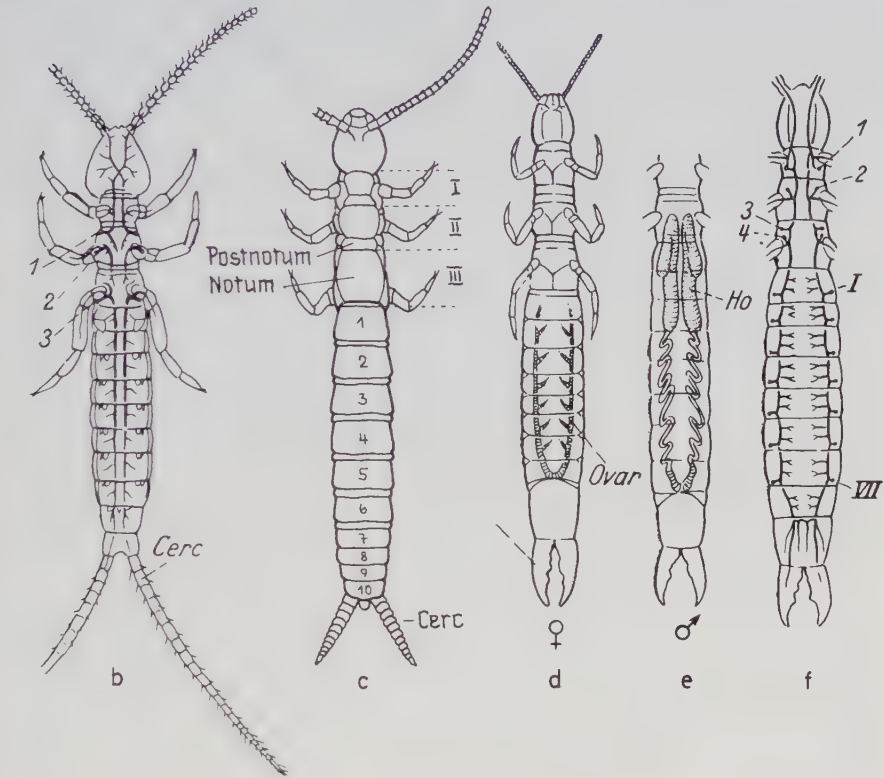
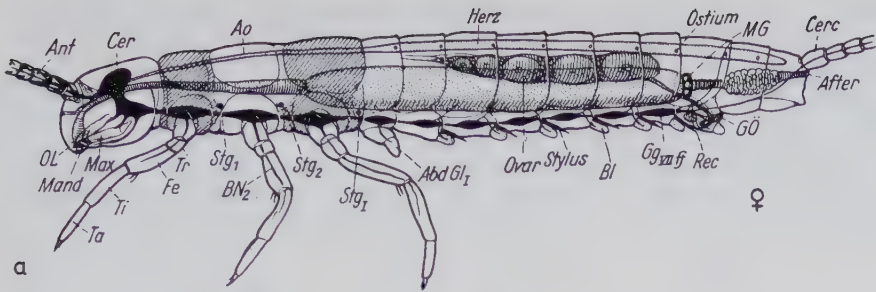


Fig. 170: **Diplura**. Bauplan, Habitus, Tracheensystem (in b, f schwarz, 1-4 Thorakal-, I, VII Abdominalstigmen), und Geschlechtsorgane (d, e).

a, b Campodeidae (*Campodea*), c Projapygidae (*Anajapyx*), d-f Japygidae (*Japyx*), a Seitenansicht, b, d, e Ventral-, c, f Dorsalansichten. (Nach GRASSI, MARTEN und SILVESTRI). AbdGl<sub>1</sub> = zweigliedrige Abdominalextrimität am 1. Segment. Übrige Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Der prognathe **Kopf** trägt fadenförmige Gliederantennen (Fig. 170b, c, d) und ist entotroph. Augen fehlen. Der **Rumpf** zeigt die volle Segmentzahl, die **Beine** haben die typische Gliederung, der Tarsus ist eingliedrig und zweiklauig. An den **Hinterleibsringen** finden sich Gliedmaßenreste nur in Form von Styli und Coxal-

bläschen, die Coxopodite sind mit den Sterna verschmolzen (Ausnahme 1. Abdominalsegment von *Campodea* Fig. 170 a, AbdGl<sub>1</sub>). Die Cerci sind bei den Campodeiden lang fadenförmig, bei den Projapygiden kurz tasterförmig (an ihrer Spitze von der Cercaldrüse durchbohrt), bei den Japygiden zangenförmig entwickelt (Fig. 170 d-f).

Das **Zentralnervensystem** ist kaum konzentriert (Fig. 170 a), der Darm ein gerades Rohr, meist ohne Proventriculus; Malpighigefäße fehlen bei den Japygiden und sind sonst nur durch Papillen vertreten. Das **Tracheensystem**, bei den Campodeiden primär einfach mit drei Stigmenpaaren (Fig. 170 a, b), zeigt bei den Japygiden zwei überzählige Stigmenpaare im Thorax (Hyperpneustier), laterale Längsstämme und wenigstens eine Kommissur (Fig. 170 f). Die **Gonaden** sind bei den Campodeiden und bei den Japygiden-♂♂ einfache Schläuche (Fig. 170 a, e), bei den anderen Formen zeigen sie kammförmigen Bau, die Ovariolen von *Japyx* sitzen sogar streng segmental geordnet an den Ovidukten (Fig. 170 d), die, ebenso wie die Vasa deferentia, getrennt verlaufen, aber sich in der Geschlechtsöffnung am Hinterrand des 8. Sternits vereinigen. Bei *Campodea* ist ein Receptaculum seminis nachgewiesen (Fig. 170 a, Rec.). Äußere Geschlechtsorgane fehlen.

Die **Keimesentwicklung** zeichnet sich durch Fehlen von Keimhüllen aus, die Jugendentwicklung ist eine einfache Epimetabolie ohne Anamerie.

Ellipura (Protura + Collembola)

## 2. Ordnung: Protura, Beintastler (Fig. 171)

1. **Unterordnung: Eosentomoidea** (mit Tracheensystem) mit den Familien Eosentomidae und Sinentomidae.

2. **Unterordnung: Acerentomoidea** (ohne Tracheensystem) mit den Familien Proten-tomidae und Acerentomidae.

Die Proturen sind winzige (0,5–2,5 mm lange), zarthäutige farblose Tierchen, die unter Moos, Erde und Rinde leben. Soweit Untersuchungen vorliegen, saugen sie an Pilzhyphen (Mykorrhiza). Über 200 Arten sind bekannt.

Sie zeigen im ausgewachsenen Zustand die volle Segmentzahl des Abdomens, doch erreichen sie sie erst in postembryonaler Zeit (Anamerie, Anamorphose).

Die drei ersten **Abdominalsegmente** haben paarige Gliedmaßenreste (AbdGl) mit Coxalbläschen am Ende, das vordere **Beinpaar** ist länger als die hinteren und wird als Tastorgan (und als Waffe beim Beutefang?) erhoben getragen (Fig. 171, rechts). Die **Mundwerkzeuge** sind entotroph stechend-saugend, Maxillar- und Labialdrüsen (MxDr, LbDr) sind vorhanden, Antennen und Augen fehlen, der **Darm** geht als gerades Rohr durch den Körper, Vorder- und Hinterdarm sind sehr dünn, die Malpighischen Gefäße (MG) durch einen Papillenkranz vertreten. Das **Rückengefäß** ist sehr einfach und verkürzt (sieben abdominale

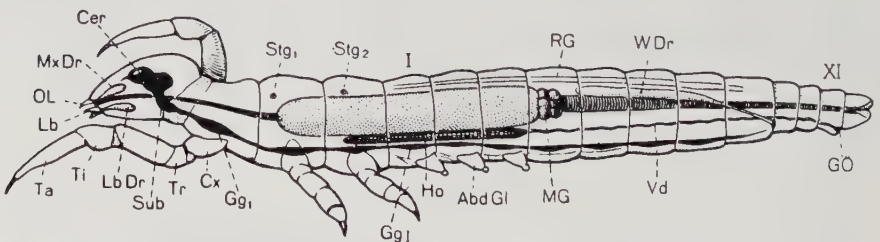


Fig. 171: Protura. Bauplan von *Eosentomon*.

Seitenansicht wie Fig. 170 a. Abkürzungen im Text und auf S. IX–XI.



Ostienpaare bei *Acerentomon*), das **Tracheensystem** fehlt den Acerentomoidea, während die Eosentomoidea zwei thorakale Stigmenpaare ( $Stg_{1,2}$ ) haben, von denen Tracheen nach vorn und nach rückwärts, teilweise auch auf die entgegengesetzte Körperseite gehen. Das **Zentralnervensystem** ist wenig konzentriert. Das Gehirn ist infolge Mikrocephalie (Verkleinerung des Kopfes) teilweise in den Thorax verlagert. Das Subösophagealganglion ist mit dem 1. Thoraxganglion verschmolzen. Ein als **Wehrdrüse** dienendes Drüsenschlauchpaar mündet am 8. Abdominalsegment aus (WDr). Die **Gonaden** sind einfache Schläuche, deren paarige Mündungen am 11. Abdominalsegment gelegen sind. Die äußeren Geschlechtsorgane des ♂ werden in der Ruhe zurückgezogen, sind zangenartig entwickelt und wahrscheinlich aus den Cerci entstanden.

### 3. Ordnung: Collembola, Springschwänze (Fig. 172)

1. **Unterordnung: Arthropleona** mit den Familien Poduridae, Onychiuridae, Isotomidae und Entomobryidae.

2. **Unterordnung: Symphypleona** mit der Familie Sminthuridae.

Die Collembolen sind 0,2–10 mm lange Tierchen, deren Arten sich, oft in weltweiter Verbreitung, zu allen Jahreszeiten finden (besonders winterhart sind die Arthropleona). Sie leben meist in und auf der Erde, in Moos, unter Rinde, an den Ufern verschiedener und auf der Oberfläche stehender Gewässer. Etwa 2000 Arten.

Die **Körperdecke** ist, wenigstens am Rumpf, wenig sklerotisiert, Haare von gewöhnlicher, gekämmter oder Schuppenform sind regelmäßig vorhanden, außerdem finden sich bei den Onychiuriden, über den Rumpf verteilt, sog. Pseudozellen, das sind Hautstellen, die leicht einreißen und abschreckende Sekrete besonderer Drüsenzellen austreten lassen (Reflexbluten). Die **Färbung** ist entweder weiß oder graugrün bis schwarz, nicht selten finden sich dunkle Zeichnungen auf hellerem Grund; physiologischer Farbwechsel kommt vor.

Besonders bezeichnend ist die **Gliederung des Rumpfes**. Bei den Arthropleona folgen auf den Kopf neun wohl unterscheidbare Segmente (nur bei den Poduridae, Fig. 172a, ist der Prothorax so groß wie die folgenden Segmente), das Abdomen erreicht also zeitlebens nicht die volle Segmentzahl, die Collembolen sind oligomer.

Den thorakalen **Beinen** fehlt in der Regel das Tibiotarsalgelenk, der Prätarsus trägt eine Klaue, der gewöhnlich ein borstenförmiges Empodium (Emp, Fig. 172d/e) opponiert ist (Putzapparat). Beide Teile können glatt oder gezähnt sein, die Stellung der Zähne, die Abgliederung bestimmter Zähne als Nebenklaue (Pseudonychien, Fig. 172d) und die Ausbildung einer die Klaue bedeckenden Hülle (Tunica, Fig. 172e) sind von Bedeutung für die Systematik. Dasselbe gilt für die Einzelheiten der Ausbildung der **abdominalen Gliedmaßen**. Am ersten Abdominalsegment entsteht durch Verschmelzung derselben der Ventraltubus (VT) mit ausstülpbarer, meist deutlich paariger Endblase, ein als Haftorgan, zum Putzen bzw. Einfetten, zur Atmung, zur Wasseraufnahme und Osmoseregulation (durch  $Na^+$ -Aufnahme) dienendes Organ. Am dritten Segment liegt das Retinaculum, das zwei gezähnte Fortsätze hat, die zum Festhalten der Furca in der Ruhelage dienen. Diese stellt das Gliedmaßenpaar des vierten Abdominalsegments dar, ist gegabelt, kann unter den Rumpf gebogen und rückwärts geschnellt werden und dient als Sprungapparat (Flucht). Ihre Gliederung geht aus Fig. 172a hervor, ihre Größe ist sehr verschieden, bei manchen Formen (z.B. *Anurida*) fehlt sie.

Bei den **Symphypleona** (Fig. 172b) ist die Gliederung des Rumpfes verwischt, das Abdomen kugelförmig aufgetrieben, Ventraltubusschläuche sehr lang, im übrigen aber alles wie oben.

Der **Kopf** ist pro- oder (seltener) hypognath, die Mundwerkzeuge sind entotroph kauend oder stechend saugend, eine große Labialniere ist vorhanden.

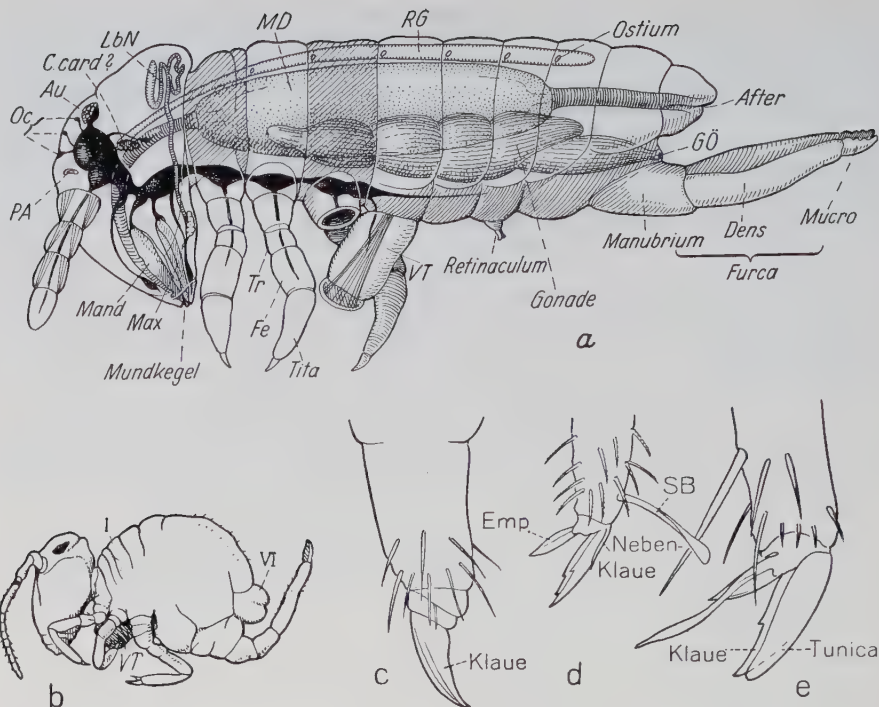


Fig. 172: Collembola. a Bauplan von *Podura aquatica*, Seitenansicht, als Beispiel für die Arthropleona, b Habitusbild von *Sminthurides aquaticus*, Seitenansicht, als Beispiel für die Symphyopleona. (Nach WILLEM). c-e Beinspitzen von c *Micranurida sexpunctata*, d *Entomobrya quinquelineata*, e *Sphyrotheca lubbocki*. (Nach HANDSCHIN). In a Körper durchsichtig gedacht, Nervensystem schwarz, Mitteldarm punktiert, Vorder- und Hinterdarm quer schraffiert, Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Der **Darm** geht als einfaches Rohr durch den Körper und endet im After auf dem 6. Abdominalsegment, Malphigigefäße fehlen, die innere Schicht des Fettkörpers dient als Exkretspeicher, außerdem erfolgt bei der Häutung jeweils eine Abstoßung des ebenfalls exkretbeladenen Darmepithels. Die in der Regel fadenförmigen **Gliederantennen** sind kurz oder lang, beim Männchen mancher Gattungen (z.B. *Sminthurides*) zu Greifantennen umgewandelt. Häufig tragen sie besondere Antennalorgane am 3. und (seltener) 2. Glied. Die **Komplexaugen** (Au) bestehen aus lose verbundenen Einzelaugen (Ommen) von eukonem Typ, zwei unpaare und ein Paar von Ozellen (Oc) von sehr einfachem Bau (ohne dioptrische Apparate) treten häufig auf. Hinter der Antennenbasis kommt ein Postantennalorgan (PA) von unsicherer Funktion vor. Das **Zentralnervensystem** ist stets stark konzentriert, die abdominalen Ganglien sind untereinander und mit dem letzten thorakalen verschmolzen. Bei den Sminthuriden geht die Konzentration noch weiter. Das **Tracheensystem** fehlt bei den Arthropleona, die Symphyopleona haben ein sehr einfaches Stigmenpaar an der Grenze zwischen Kopf und Thorax, von dem aus Tracheen in den Kopf und nach rückwärts gehen. Das **Rückengefäß** (RG) hat höchstens sechs (Arthropleona) und wenigstens zwei Ostienpaare (Symphyopleona). Die **Gonaden** sind paarige, gelappte Massen ohne Hodenfollikel oder Eiröhren, sie münden durch einen unpaaren Ductus ejaculatorius bzw. eine Vagina ventral am 5. Abdominalsegment aus. Äußere Geschlechtsorgane fehlen, Sexualgrößendimorphismus kommt bei den Sminthuridae vor, bei

denen das Weibchen das mit seinen Greifantennen an den weiblichen Antennen verankerte schwebende Männchen längere Zeit umherträgt. Im übrigen ähneln sich die Geschlechter sehr oder sind äußerlich gar nicht zu unterscheiden. Die Männchen setzen Tröpfchen-Spermatophoren (meistens ohne vorherige sexuelle Kontaktaufnahme mit den Weibchen) ab, die die Weibchen aktiv mit der Geschlechtsöffnung aufnehmen. Die kugeligen Eier nehmen am Anfang der Embryonalentwicklung offenbar durch Quellung an Umfang zu und sprengen das Chorion auf, das zwei umgestülpte Kalotten, die Polkappen bildet.

Die Keimesentwicklung zeigt Übergänge zu totaler Furchung (S. 181), Keimhüllen fehlen, die postembryonale Entwicklung kann nicht als Metamorphose bezeichnet werden (Epimetabolie), Häutungen, bei denen in der Regel durch lebhaftes Krümmen des Körpers die Haut zum Platzen gebracht wird, finden auch nach Erlangung der Geschlechtsreife noch statt, die Gesamtzahl der Häutungen kann 30 übersteigen.

Die Collembolen sind ein sehr früh entstandener, verkümmerter Seitenzweig des Insektenstamms, der von manchen Autoren sogar ganz von den Insekten abgetrennt und als eigene Klasse betrachtet wird. Gerade das Merkmal, das sie in erster Linie dazu veranlaßt, die geringe Zahl der Abdominalsegmente, ist jedoch wahrscheinlich nicht als stammesgeschichtlich altes Merkmal zu deuten, sondern als Herübernehmen eines embryonalen Merkmals in das postembryonale Leben (stammesgeschichtliche Dilation, «neotenischer halblanger Keim»).

## 2. Unterklasse: Ektognatha (Ektotropha), Freikiefler

Die Mundwerkzeuge artikulieren außen an der Kopfkapsel. Dadurch sind die Ektognatha ursprünglicher als die Entognatha. Außerdem auch durch die Ausbildung der Komplexaugen, die sekundär rückgebildet werden können. Wahrscheinlich gehört auch zu ihrem Grundplan die Ausbildung eines Terminalfadens, ein Praetarsus mit ursprünglich paarigen Krallen und die Ausbildung eines hinteren Armes des Tentoriums. Die Fühler sind Geißelantennen. Tergite der Thoraxsegmente mit ausgezogenen Paranotallappen, aus denen bei den Pterygota die Flügel entstanden sind. Die beiden primär ungeflügelten Gruppen werden als Thysanura zusammengefaßt und den Pterygota gegenübergestellt. HENNIG glaubt, daß die Zygentoma mit den Pterygota wegen der Ausbildung der doppelten Mandibelfugen und der doppelten Tibiofemoralgelenke näher verwandt sind als mit den Archaeognatha, was aber nach Ansicht anderer Autoren wegen vieler ursprünglicher Merkmale, die sie mit den Archeognatha gemeinsam haben, kein zwingender Grund ist, sie von den Archeognatha zu trennen, mit denen sie sogar oft in eine Ordnung gestellt werden.

Überordnung: Thysanura (Borstenschwänze)  
(Archaeognatha + Zygentoma)

Der orthognathe **Kopf** trägt vielgliedrige, fadenförmige Geißelantennen, die kauenden Mundwerkzeuge artikulieren frei an der Kopfkapsel (Ektotrophie) und zeigen die übliche Anordnung.

Der **Rumpf** hat die volle Segmentzahl. Die **Beine** sind kräftige Schreitbeine und haben 2–3 Tarsenglieder. Erkennbare Reste abdominaler Gliedmaßen finden sich bei den Zygentoma als Styli an hinteren Abdominalsegmenten, die Coxopodite sind hier mit den Serna verschmolzen, bei den Archaeognatha aber noch wohl kenntlich (Fig. 173 a, c), mit Styli (Sty) und mit einem oder zwei Paaren von Coxalbläschen (Bl) versehen. Die Cerci sind vielgliedrig fadenförmig, das Terminalfilum (TermFil) ist ein unpaarer gleichgestalteter Fortsatz des Epiprocts.



Die innere Organisation ähnelt weitgehend dem Grundplan der Pterygotenorganisation, die **Labialnieren** haben Ähnlichkeit mit typischen Labialdrüsen, der **Darm** von *Lepisma* besitzt einen Proventriculus, der bei *Machilis* fehlt, 4–20 lange Malpighigefäße kommen vor. Das **Tracheensystem** zeigt die typische Stigmenzahl und -stellung, ist aber bei den Archaeognatha noch relativ einfach, da Querverbindungen der Tracheenstämme nur ventral im Pro- und Mesothorax und Längsverbindungen nur zwischen den Meso- und Metathoraxtracheenstämmen einer Seite ausgebildet sind, und das anscheinend auch nicht bei allen Tieren gleich gut. Die Zygentoma haben ein sehr differenziertes Tracheensystem mit lateralen Längsstämmen und zahlreichen Anastomosen (Fig. 174), dessen thorakale Parannotaltracheen mit den Flügeltracheen z.T. homologisiert werden können. Am Rücken- gefäß sind zarte Flügelmuskeln nachgewiesen.

Die **Gonaden** sind durchweg kammförmig, die anfangs oft deutliche segmentale Anordnung der 2–7 Ovariolen und Hodenfollikel verliert sich im Laufe der Entwicklung. Bei *Lepisma* überkreuzen sich die Vasa deferentia beider Seiten (Fig. 174). Eine Vagina fehlt, die Ovidukte vereinigen sich erst in der typisch, hinter dem 8. Sternit, gelegenen Geschlechtsöffnung. Das ♂ besitzt dagegen einen unpaaren Ductus ejaculatorius.

Dieser durchsetzt den wohlentwickelten, aber nicht als Kopulationsglied benutzten **Penis** (P, Fig. 173 c, S. 306), der zwischen den vergrößerten Coxopoditen (Coxiten) des 9. Segments wurzelt und neben dem paarige, als Parameren deutbare, aber auch im 8. Segment vorhandene Anhänge sitzen (ParVIII,IX). Die Styli des 9. Segments, stark verlängert, sind den Harpagonen homolog, es finden sich also alle für das Grundschema der Pterygoten typischen Teile in primitiver Form, und dasselbe gilt von den **weiblichen Genitalanhängen**, die in allen Teilen dem orthopteroiden Legeapparat entsprechen. Die vergrößerten Coxite des 9. Segments mit ihren Styli (StyIX) sind die hinteren lateralen Gonapophysen (2. Valvifer, VfIX + GlIX, Fig. 49), die beiden anderen Gonapophysenpaare (GvIII, GmIX, Valvulae) sind als geringelte, an den Spitzen mit Grabklauen versehene und miteinander verfalzte Anhänge vertreten, der 1. Valvifer, das Coxit des 8. Segments, trägt noch einen Stylus.

Die **Keimesentwicklung** zeigt primitive Züge, besonders hinsichtlich der geringen Größe des Keimstreifs und der Art der Amnionbildung (S. 189), die Jugendentwicklung ist eine Epimetabolie ohne Besonderheiten.

#### 4. Ordnung: Archaeognatha (Microcoryphia), Felsenspringer (Fig. 173)

Familien: Meinertellidae, Praemachilidae, Machilidae.

Bis 2 cm große, dorsal gewölbte, beschuppte Insekten, die an Felsen und Baumstämmen Algen und Flechten abweiden. Sie besiedeln vorwiegend die Hoch- und Mittelgebirge. Etwa 220 Arten sind bekannt.

Kopf mit sehr großen eukonen Fazettenaugen, die auf dem Scheitel zusammenstoßen. Einfache Ocelli ohne dioptrische Apparate auf der Stirn vorhanden. Die langen homonom gegliederten Geißelantennen (mit bis zu 250 Gliedern) sind an der Basis einander genähert. Die ektotrophen Mundwerkzeuge besitzen einen sehr langen 7gliedrigen Maxillentaster. Mandibeln nur durch ein Gelenk mit der Kopfkapsel verbunden. Die Mittel- und Hinterbeine tragen auf ihren Coxen Styli. Das letzte Segment des 11gliedrigen Abdomens in ein langes vielgliedriges Terminalfilum ausgezogen. Die Cerci sind ebenfalls sehr lang und vielgliedrig. Auf der Ventralseite der Abdominalsegmente 1–9 sind paarige plattenförmige Coxopodite vorhanden, die je einen Stylus und 1 oder 2 ausstülpbare Coxalbläschen besitzen (Fig. 173, Bl.). Die weiten Sprünge, wozu diese Tiere fähig sind, werden durch ein Aufkrümmen des Körpers und gleichzeitiges Abstemmen des vorderen und hinteren

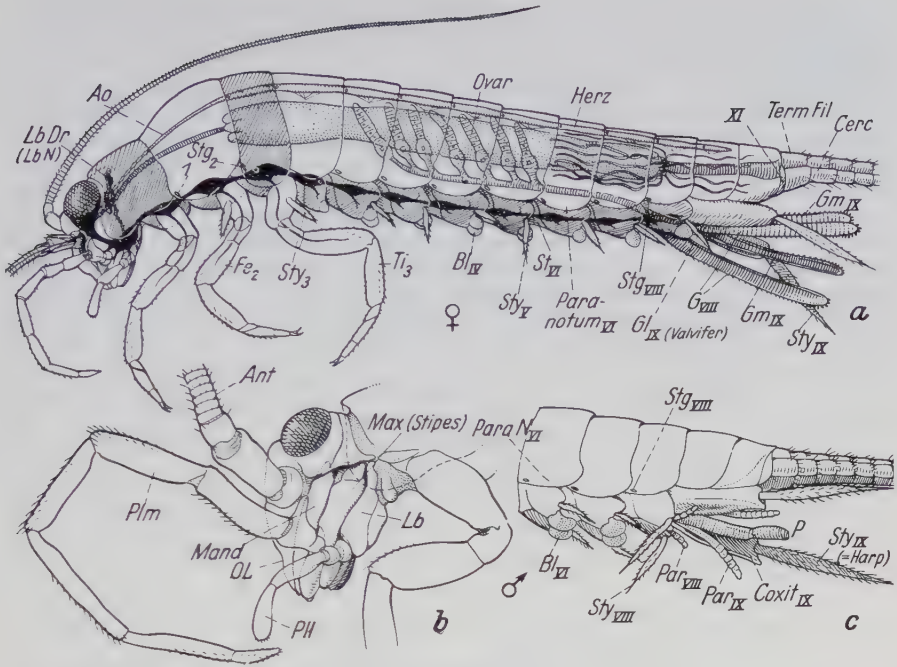


Fig. 173: Archaeognatha. Bauplan eines Machiliden.  
 a Weibchen in Seitenansicht, Pro- und Metathorax schraffiert, Genitalanhänge der rechten Seite auseinandergelegt, mitdargestellt, b Seitenansicht des Kopfes des Männchens, c Hinterende des Männchens, seitlich und etwas von ventral gesehen, sonst wie in a dargestellt. Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Körperendes vom Boden ermöglicht, wobei das lange letzte Styliapaar eine entscheidende Rolle spielt, während der Terminalfaden unbeteiligt daran ist. Sie können nämlich genau so gut springen, wenn er abgeschnitten ist. Die Landung aus dem Sprung erfolgt auf den ausgestülpten Coxalbläschen.

Dicondylia (Insekten mit 2 Mandibelgelenken: Zygentoma + Pterygota)

## 5. Ordnung: Zygentoma, Fischchen (Fig. 174)

4 Familien: Lepidotrichidae, Nicoletiidae, Lepismatidae, Maindroniidae.

0,5–2, meistens 1 cm große, flache, meistens dicht beschuppte, dunkelheit- und wärmeliebende, über die ganze Welt verbreitete, meistens in der Erde, unter Steinen und in Ameisen- und Termitennestern lebende Insekten. Etwa 330 Arten.

Kopf mit langen, vielgliedrigen, homonomen Geißelantennen. Die ektotrophen Mundwerkzeuge besitzen Mandibeln, die durch zwei Gelenke mit der Kopfkapsel in Verbindung stehen. Komplexaugen reduziert, klein, locker gebaut und akon. Drei Ozellen nur bei den Lepidotrichidae vorhanden; bei den Lepismatidae sind sie zum Medianfrontalorgan reduziert, allen übrigen fehlen sie ganz. An den Coxen der Thoraxbeine fehlen die Styli. Abdomen, Terminalfilament und Cerci ähnlich wie bei den Archaeognathen. Die Bauchplatten werden wenigstens an den 7 ersten Abdominalsegmenten von den mit dem Sternum verschmolzenen Coxiten der

Abdominalextremitäten gebildet, sind also Coxosternite. Die Coxalsäckchen fehlen. Die Styli fehlen immer dem 1.–6. Abdominalsegment. Auch die geschlechtsreifen Tiere häuten sich periodisch.

Ein in Mitteleuropa weit verbreitetes Hausinsekt ist das Silberfischchen *Lepisma saccharina*, in wärmeren Ländern wird es durch *Thermobia domestica* und einige andere Arten vertreten. Myrmkeophil ist bei uns *Atelura formicaria*. Die Lepidotrichidae sind die ursprünglichsten Zygentoma. Zuerst nur aus dem Baltischen Bernstein (Obereozän bis Unteroligozän) bekannt, wurde jetzt in Nord-Californien auch eine rezente Art (*Tricholepidion gertschi*) gefunden. Plesiomorphe Merkmale sind vor allem das Fehlen der Schuppen kombiniert mit starken hypodermalen Pigmenten (Schuppen fehlen allen übrigen Zygentoma im ersten Larvenstadium und den meisten erwachsenen Nicoletiidae), ein hypognather Kopf, das Vorhandensein von 3 Ozellen und von 7 Ovariolen in einem Ovarium (bei den Lepismatidae sind es 5 soweit bisher bekannt).

Pterygota (geflügelte und sekundär ungeflügelte Insekten: Ordnungen 6–32)

Die Pterygota, deren typischen Organisationsplan der erste Hauptteil brachte (Fig. 3 und 4), umfaßt die an Artenzahl die Apterygoten um das Mehrhundertfache übertreffenden geflügelten und sekundär flügellosen Insekten.

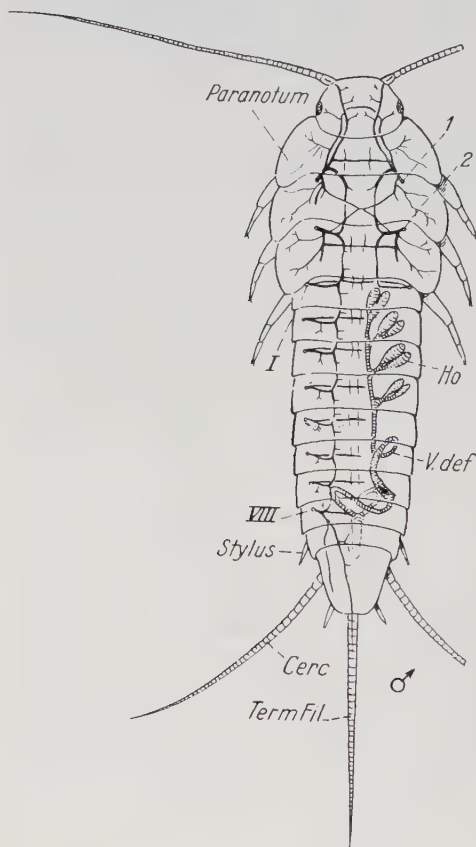


Fig. 174: Zygentoma. *Lepisma saccharina*, Männchen, Dorsalansicht. Habitus mit eingezeichnetem Tracheensystem (schwarz) und Geschlechtsorganen (rechts). (Nach GRASSI, MARTEN und SULC verändert und kombiniert). 1,2 = thorakale, I...VIII = abdominale Stigmen, Ho = Hoden, TermFil = Terminalfilum, Vd = Vas deferens.



**Amphibiotica** (Insekten mit im Wasser lebenden Larven: Ordnungen 6–8)

Die drei ersten Ordnungen gleichen einander insofern, als ihre **Larven** ständig untergetaucht im Wasser leben (vgl. S. 216) und dementsprechend ein **geschlossenes Tracheensystem** haben (Fig. 175). An Stelle der Stigmen und Stigmenäste treten bei den Larven Stigmennarben bzw. Narbenstränge auf, die bei den Häutungen (vgl. Fig. 119b, c) das Herausziehen der Tracheenintima ermöglichen, sich aber unmittelbar hernach wieder schließen. Die bleibende Öffnung der Stigmen erfolgt in der Regel erst beim Schlüpfen der Imago bzw. Subimago.

Das larvale Tracheensystem ist mit Luft gefüllt, die Haut ist reich mit Tracheenverzweigungen versorgt, die Atmung geschieht als **Hauttracheenatmung**, d.h. als Diffusion des Sauerstoffs durch die Haut und Tracheenwand in die Tracheenluft, und zwar als diffuse Hautatmung an größeren Teilen der Körperoberfläche und als (lokalisierte) **Tracheenkiemenatmung** an besonders dünnwandigen Hautausstülpungen (äußere Tracheenkiemen) oder entsprechenden Stellen der Hinterdarmwand (Darmtracheenkiemen).

Palaeoptera (starrflügelige Insekten, die ihre Flügel nicht nach hinten, waagrecht über das Abdomen drehen können: Ephemeroptera + Odonata)

Überordnung: Archipterygota (Ephemeroidea)

Da mit Ephemeroidea, wie die Überordnung in der Regel genannt wird, auch eine Überfamilie der Ephemeroptera bezeichnet wird und daher mißverständlich ist, wird hier der nächste verfügbare Name Archipterygota verwendet, womit die Ephemeroptera allen anderen geflügelten Insekten, den Metapterygota gegenübergestellt wurden.

## 6. Ordnung: Ephemeroptera (Ephemerida), Eintagsfliegen (Eintagsflügler) (Fig. 176)

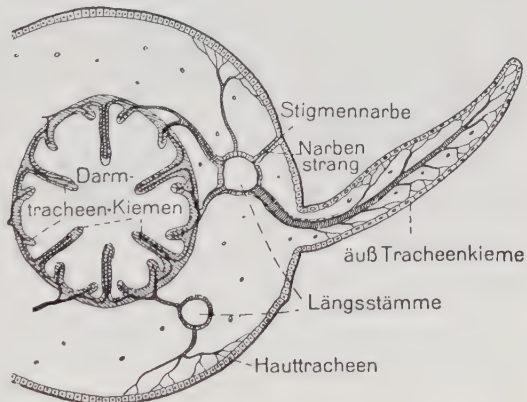
19 Familien, die in 5 Überfamilien zusammengefaßt werden.

Beispiele: Heptagenioidea (Siphonuridae, Baëtidae, Oligoneuriidae, Heptageniidae), Leptophlebioidea (Leptophlebiidae, Ephemerellidae), Ephemeroidea (Ephemeridae, Polymitarcidae, Palingeniidae), Caenoidea (Caeniidae), Prosopistomatoidea (Baëtiscidae, Prosopistomatidae).

Die Eintagsfliegen sind unauffällig gelblich bis graubraun gefärbte, zarthäutige, kleine bis mittelgroße Tiere, die vor allem in gemäßigttem Klima und in Gebirgsländern als Larven im Süßwasser an oder unter Steinen, auf dem Grund oder im Schlamm vergraben von organischem Detritus, Algen usw., selten räuberisch, leben. Etwa 2000 Arten sind bekannt.

Die **Larven**, deren Habitus mit der Lebensweise wechselt (charakteristische Form Fig. 176a), tragen am Hinterende ein Paar langer gegliederter Cerci, die mit dem

Fig. 175: Kombiniertes Schema der Tracheenkiemen und des geschlossenen Tracheensystems. Die Darmkiemen sind nach den bei den anisopteren Odonaten (Larven) vorliegenden Verhältnissen gezeichnet (Darmwand schraffiert), die äußere Kieme entspricht in der Lage einem abdominalen Kiemenblättchen einer Ephemeropterenlarve.



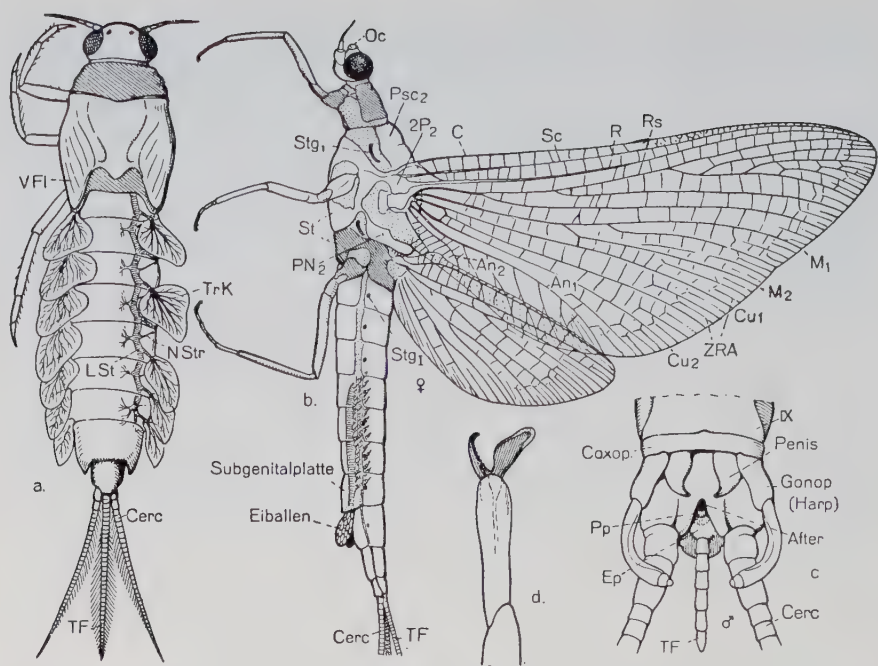


Fig. 176: **Ephemeroptera**. a Schema einer älteren Larve von *Siphonurus*, b eines Weibchens von *Ephemer*a mit eingezeichneten Gonaden und den hervorquellenden Eiballen, Seitenansicht, c Hinterleibsende eines Männchens von *Hexagenia* in Ventralansicht, d Fußspitze von *Cloëon*, Imago, Sohlenseite. (c nach SNODGRASS).

In a rechts 2 Tracheenkiemen entfernt, um die Narbenstränge (NStr) des rechts eingezeichneten Tracheensystems zu zeigen. Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

unpaaren Terminalfaden (TF) zusammen bei vielen Arten als Ruder verwendet werden können. Die ersten (meist sieben) Hinterleibssegmente tragen paarige, aus den abdominalen Gliedmaßen (wahrscheinlich aus den Styli) entstandene **Tracheenkiemenblättchen**, die einfach, doppelt, ganzrandig oder gefiedert sein können. Sie sind durch Muskeln beweglich und zum Herbeistrudeln von Atemwasser geeignet (besonders bei den grabenden Arten wichtig). Die Beine sind einklauig und ohne Haftapparate (gilt für Wasserinsekten allgemein), sie haben ein Tarsenglied und sind ursprünglich Schreitbeine (Fig. 176a), können aber zu breiten Grab- oder zu Kletterbeinen umgestaltet sein. Der Kopf trägt kauende Mundteile von ungefähr typischem Bau. Die Antennen sind fadenförmig, die Komplexaugen groß, Ozellen kommen vor. Der Darm bildet ein gerade durchgehendes Rohr mit zahlreichen Malpighigefäßen, die inneren Organe entsprechen im allgemeinen dem Grundplan, eine stärkere Konzentration der Ganglien des Bauchmarks ist nur bei wenigen Arten zu verzeichnen. Das Larvenleben dauert länger als ein Jahr, die Zahl der Häutungen kann 20 weit übersteigen.

Die **Metamorphose** (s. S. 216 und 281) ist eine Prometabolie, das letzte Larvenstadium verwandelt sich in eine vollflügelige, aber mit relativ kurzen Anhängen und opaken Flügeln versehene Subimago, die bei den meisten Arten erst durch eine

letzte Häutung zur geschlechtsreifen Imago wird. Die Häutung fertiger Flügel, zu der es dabei mit seltenen Ausnahmen (♂ von *Oligoneuria*) kommt, steht unter den Insekten einzig da. Die Tracheenkiemen bleiben in der letzten Larvenhülle zurück, auch der Terminalfaden wird oft gleichzeitig gekürzt (Fig. 176c) oder ganz abgeworfen.

Die beiden **Imaginalstadien** leben nur wenige Stunden und sind nicht zur Nahrungsaufnahme befähigt, die Mundwerkzeuge fehlen entweder ganz (Fig. 176b) oder sind nur durch winzige Stummel vertreten. Der Kopf trägt kurze Antennen mit 2 Grundgliedern und pfriemenförmiger Geißel, drei große Ozellen mit zelligen Linsenkörpern (Fig. 73a, 177) und stark vorquellende eukone Komplexaugen. Diese sind beim ♂ mancher Gattungen (*Cloëon*, *Baëtis* u.a.) als Doppelaugen ausgebildet, d.h. in einen größeren dorsalen, engwinkligen, als Superpositionsauge entwickelten Teil (DA) und einen kleineren ventralen, weitwinkligen Teil (VA) gegliedert, der ein Appositionsauge mit großem Gesichtsfeld darstellt und vom dorsalen Teil oft weit überragt wird (Turbanauge, Fig. 177).

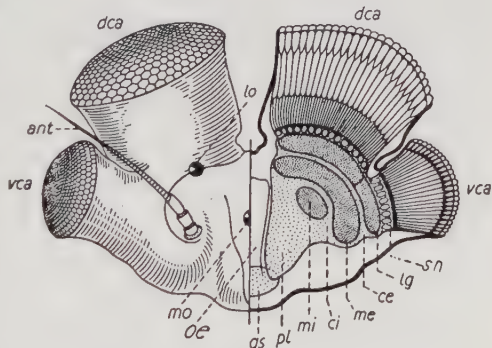
Die einzige Tätigkeit der Imago, das Fortpflanzungsgeschäft, wird im Flug ausgeübt, wobei die wohlentwickelten Augen führen. Der Mitteldarm ist äußerst dünnwandig, mit Luft gefüllt und bläht den Körper auf, ohne ihn zu belasten, seine Verbindung mit dem Vorderdarm ist durch Epithelverwachsung, die mit dem Hinterdarm auf die gleiche Weise oder durch einen Sphinkter verschlossen. Die zahlreichen Malpighigefäße sind kolben- bis retortenförmig mit je einem feinen Ausführgang, der sich in einen gemeinsamen (paarigen) Sammelgang öffnet.

Die **Flügel** sind in der Regel reich geädert (Ausnahme *Oligoneuriidae*), das Analfeld ist klein, außer zahlreichen Queradern finden sich im Costalfeld zwischen den Hauptlängsadern am Hinterrand Zwischenraumadern (ZRA, Interkalaradern). Für die Systematik bedeutungsvoll sind die Beziehungen zwischen dem Cubitus und den Analadern. Die Hinterflügel sind stets wesentlich kleiner als die Vorderflügel, bei manchen Arten sind sie zu kleinen Lappen reduziert (*Baëtis*) oder fehlen ganz (*Caënis*, *Cloëon*).

Die Hauptlast des Fluges tragen in jedem Fall die dreieckigen Vorderflügel; der Mesothorax übertrifft dementsprechend besonders im dorsalen Teil die beiden an-

Fig. 177: Turbanaugen des Männchens von *Cloëon*. (Kombiniert nach BERLESE aus EIDMANN und KÜHLHORN 1970).

Frontalansicht des Kopfes. Rechte Hälfte Frontalschnitt durch die Seitenaugen und den Lobus opticus. ant = Antennen, c = Chiasma externa, ci = Chiasma interna, dca = dorsales Komplexauge (Weitwinkel-Superpositionsauge), gs = Unterschlundganglion, lg = Lamina ganglionaris, lo = Scheitel-(Vertex)ocellus, me = Medulla externa, mi = Medulla interna, mo = Medianocellus, oe = Ösophagus, pl = Protocerebrallobus, sn = Sehnervzone, vca = ventrales Komplexauge (Engwinkel-Appositionsauge).





deren **Thoraxsegmente** an Größe bedeutend (Fig. 176b), er enthält mächtige direkte und indirekte Flugmuskeln. In der Ruhe werden die Flügel nach oben geschlagen, nach rückwärts können sie nicht gelegt werden; denn die Radialader (R), die die stärkste Längsader ist, geht ohne Gelenk in das Mittelgelenkstück (Pterale, 2, 2 P<sub>2</sub>) über.

**Beine** im typischen Fall 5gliedrig, doch sind Reduktionen bis auf 2 häufig. Der Tarsus ist zweiklauig, eine Klaue ist aber nicht selten walzen- oder blasenartig entwickelt (Fig. 176d).

Das **Abdomen** ist schlank, läuft spitz zu und trägt wie bei der Larve regelmäßig die beiden Cerci. Der Terminalfaden ist häufig verkürzt oder fehlt ganz. Das **Tracheensystem** ist offen, der Thorax trägt zwei große, die ersten acht Abdominalsegmente kleinere Stigmenpaare (Fig. 176b, Stg). Die **Geschlechtsorgane** sind äußerst primitiv. Das ♀ hat kammförmige Ovarien mit zahlreichen kleinen Ovariolen (Fig. 176b). Die beiden Ovidukte münden getrennt am Hinterrande des zu einer Subgenitalplatte umgestalteten 7. abdominalen Sternums aus, also da, wo sich bei anderen Insekten die mesodermalen Terminalampullen zunächst anheften (S. 171).

Eine ektodermale Vagina fehlt dementsprechend, die Eier werden, zu paarigen Ballen vereint, aus den beiden Geschlechtsöffnungen ausgepreßt (Fig. 176b), wobei das ♀ meist über dem Wasser schwebt, seltener selbst ins Wasser hinabsteigt (*Baëtis*). Auch die Kopulation erfolgt im Flug. Das ♂ hat ein Paar schlauchförmiger Hoden, Anhangsdrüsen fehlen wie beim ♀, die zwei Vasa deferentia münden auf den Spitzen je eines paarigen Penis (Fig. 176c), der einer unpaaren, aus verschmolzenen Coxopoditen entstandenen Anhangsplatte des 9. abdominalen Sternums ansitzt. Diese Platte trägt jederseits lateral vom Penis die Endteile der Extremitäten des Segments, die Gonopoden (= Harpagonen), gegliederte zangenförmige Klammerorgane. Viviparie (S. 280) und Parthenogenese kommen vor.

Der Bau der larvalen Mundwerkzeuge, des Flügelgelenks, der Anhänge des Hinterleibs und der Geschlechtsorgane weist, trotz mancher vorkommenden Spezialisierungen, darauf hin, daß die Ephemeroptera den Rest einer uralten Gruppe darstellen und demnach Reliktcharakter haben. Die Urform der Ephemeroptera zeigen die oberkarbonischen Protephemeroptera, deren beide Flügelpaare noch gleich entwickelt waren. Die Rückbildung des einen Flügelpaares ist eine bei den Pterygoten weitverbreitete Erscheinung, die sich polyphyletisch in verschiedenen Entwicklungsreihen herausgebildet haben muß und die für die Sicherheit des Fluges von Vorteil ist. Echte Ephemeroptera sind schon im Perm nachgewiesen.

Überordnung: Odonatoptera (Libelluloidea)

## 7. Ordnung: Odonata, Libellen (Fig. 178, 179)

Die Libellen leben als Larven auf dem Grund stehender und fließender Gewässer von Kleinorganismen oder räuberisch. Die Imagines sind ausgesprochene Sonnentiere, gewandte, ausdauernde Flieger (S. 75) und Räuber. Etwa 3700 Arten. Die Ordnung wird in drei Unterordnungen geteilt:

1. **Unterordnung: Anisozygoptera.** Einzige Familie Epiophlebiidae mit nur einer Gattung (*Epiophlebia*, Japan und Himalaja).

2. **Unterordnung: Anisoptera.** 6 Familien: Gomphidae, Cordulegasteridae, Aeschnidae, Corduliidae, Libellulidae.

3. **Unterordnung: Zygoptera.** 13 Familien in 2 Überfamilien zusammengefaßt: Coenagrionoidea (Schlankjungfern) und Calopterygoidea.

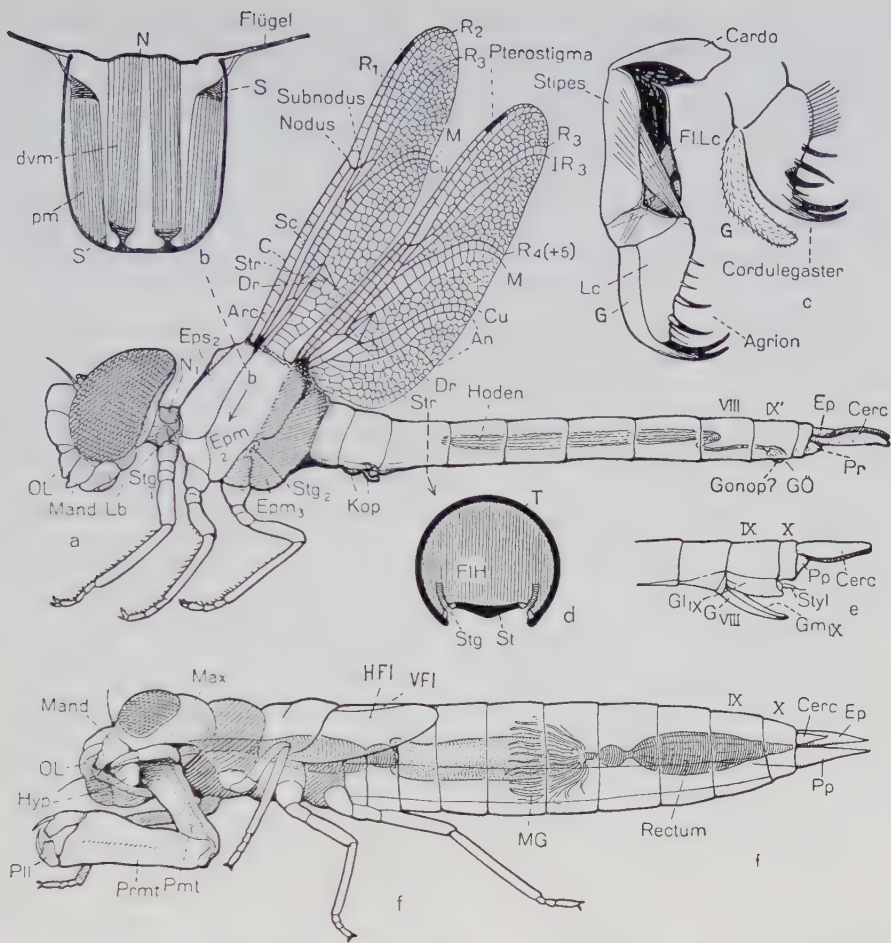


Fig. 178: Odonata: Anisoptera. a kombiniertes Schema eines Männchens in Seitenansicht, b schematischer Querschnitt durch den Thorax (Pfeil in a) zur Demonstration der wichtigsten Flugmuskeln, c Maxillen zweier Arten, d Querschnitt durch das Abdomen (Pfeil in a), e Hinterleib des Weibchens mit Legeapparat, f Larve in Seitenansicht, Fangmaske etwas abgewinkelt, Kopf und Prothorax etwas verdreht, um die Ventralseite zu zeigen, Darm eingezeichnet.

In a Gonaden eingezeichnet, Pro- und Metathorax schraffiert. Pp = Paraproct, PII = Paraglossen (?), S = Kappensehne. *Agrion* = *Coenagrion* ist eine Zygoptere.

Zur Keimesentwicklung s. S. 210, Fig. 125a. Die Libellenlarven sind grünlich bis bräunlich gefärbte, ziemlich träge Tiere, deren Hinterleib von außen zehn typische Segmente und höchstens fünf terminale Anhänge erkennen läßt (Fig. 178f). Zwei davon, die Cerci, können fehlen (Fig. 179b), die drei anderen (Ep und Pp) sind die Afterklappen (Epi- und Paraproct) und vertreten das 11. Segment. Bei den Zygopteren sind sie als große platte «caudale» Tracheenkiemen entwickelt (Fig.

179b). Die nur selten vorkommenden lateralen Abdominalgliedmaßen (*Pseudophaea*) beteiligen sich vielleicht auch bei der Atmung.

Bei den Anisopteren ist die Tracheenkiemenatmung auf das mächtig entwickelte Rectum beschränkt, dessen Wand regelmäßig angeordnete Kiemenblättchen trägt (vgl. Fig. 175) und das auch bei den anderen Unterordnungen an der Atmung beteiligt ist.

Ein regelmäßiges Pulsieren des Enddarms sorgt für die Erneuerung des Atemwassers. Die kaudalen Tracheenkiemen werden auf Feindreiz hin leicht abgeworfen (Autotomie), ohne daß eine erhebliche Schädigung erfolgt. Sie können übrigens auch als Ruder dienen, ebenso wie die Ausstoßung des Atemwassers aus dem Darm durch Rückstoß die Larve vortreiben kann.

Die Beine sind einfache Schreitbeine mit dreigliedrigen Tarsen, der Kopf trägt große Komplexaugen, winzige, borstenförmige Antennen und kauende Mundgliedmaßen, an denen vor allem das außerordentlich lange, als vorschnellbare Fangmaske entwickelte Labium vom Grundplan abweicht: Das Prämentum (Prmt) trägt ein Paar beweglicher Anhänge, die zusammen eine Greifzange oder (bei den Libelluliden) einen Greifbagger mit Reuse bilden und wahrscheinlich als die Paroglossen zu betrachten sind (Pll, Fig. 178f). Auch die Maxillen sind, was den Bau der Endteile anlangt, nicht typisch entwickelt, es sind nur zwei eingliedrige Endanhänge vorhanden, die der Galea (G) und Lacinia (Lc) entsprechen, der Maxillarpalpus ist geschwunden (Fig. 178c). Der Hypopharynx (Hyp) bildet ein großes Polster, die Mandibeln sind stark gezähnte, zusammen scherenartig wirkende Raubmandibel.

Die Metamorphose ist eine Archimetabolie, der Bau der Mundwerkzeuge bleibt bei der Imago im wesentlichen erhalten, lediglich das Labium wird erheblich verkürzt, bleibt aber ein maskenartiges Gebilde, das die Maxillen in der Ruhe vollständig verdeckt (Fig. 178a). Die Zahl der Larvenstadien überschreitet zehn, die Flügel entwickeln sich allmählich, die Ausbildung des imaginalen Thorax bedingt eine ziemlich tiefgreifende Umgliederung des Thorax der Junglarve, die sich ebenfalls allmählich einstellt.

Die Imagines sind verhältnismäßig langlebige, sehr schlanke, mit zahlreichen Hautdrüsen ausgestattete, oft auffällig gezeichnete und gefärbte (Coenagrionidae,

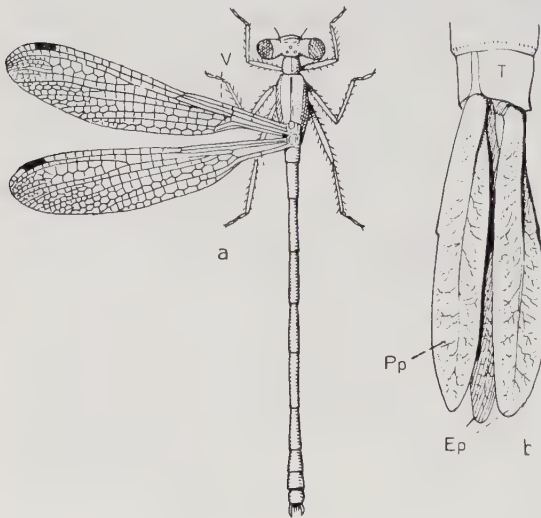


Fig. 179: Odonata: Zygoptera. a Männchen von *Lestes* in Dorsalansicht, b schräge Ventralansicht des Hinterendes der Larve von *Coenagrion* mit den Schwanzkiemen. (Aus WEBER). Ep = Epiproct, Pp = Paraproct.



Aeschnidae, vgl. S. 32, 270), zuweilen emailglänzende (Aeschnidae) oder metallglänzende Tiere (Calopterygidae), deren Kopf durch eine außerordentliche Vergrößerung des Durchmessers des Prothorax sehr deutlich vom Rumpf abgegliedert und daher besonders beweglich ist (S. 118).

Die Komplexaugen sind eukon (mit terminalen weichen Kegeln) und bei den Zygopteren groß (Fig. 179a), bei den anderen Formen so mächtig, daß sie weitaus den größten Teil der Kopfkapsel einnehmen und fast die ganze Umgebung beherrschen. Ozellen sind vorhanden, die Antennen sind winzig, borstenförmig, der Geruchssinn spielt keine Rolle. Die Mundwerkzeuge samt dem Clypeus springen, besonders bei den Anisopteren, schnauzenartig vor.

Am Thorax ist das erste Segment winzig, die beiden flügeltragenden Segmente sind gleich groß. Die Terga sind bei ihnen auffallend klein, die Mesepisterna ( $Eps_2$ ) schließen sich vorn (dorsal) zusammen.

Die dorsalen Längsmuskeln sind gering an Zahl und schwach, die Bewegung der beiden Flügelpaare, die voneinander vollkommen unabhängig sind und in der Ruhe gespreizt oder nach oben geschlagen werden, erfolgt hauptsächlich durch indirekte (dorsoventrale) Heber (dvm) und direkte (pleurale) Senker (pm), zu denen noch direkte Heber kommen. Die Flugweise ist einzigartig durch die den **Odonatentyp** kennzeichnende, den Calopterygiden allerdings fehlende, flugmechanisch vorteilhafte Fähigkeit zum alternierenden Schwingen beider Flügelpaare (S. 72). Die durch die abwechselnde Belastung der beiden Flügelpaare bedingte Neigung zum Wackeln um die Querachse wird durch enorme Streckung des Rumpfes (stabilisierender Hebelarm) ausgeglichen. Die beiden Flügelpaare sind bei den Zygopteren völlig gleich (Fig. 179a), bei den Anisozygopteren wenig verschieden, bei den Anisopteren sind die Hinterflügel mit einem größeren Analfeld ausgestattet, das aber, wie die Libellenflügel überhaupt, nicht faltbar ist. Die Terminologie des Geäders zeigt Fig. 178; die früher angenommene Überkreuzung der ersten Medialader durch einen Ast des Radius konnte durch neuere Untersuchungen nicht bestätigt werden. Systematisch wichtig sind die Gegend des Nodus, das Dreieck (Dr, Fig. 178a), an dessen Stelle bei den Zygopteren ein Viereck (V, Fig. 179a) tritt, der Supratrangularraum (Str.) oder Hypotrigonealraum und ihre Umgebung.

Die **Beine** dienen hauptsächlich als Klammerapparate und zum Ergreifen der Beute im Flug. Sie sind stark beborstet und deutlich nach vorn gestellt.

Das stabförmige, bei vielen Libelluliden abgeplattete, sonst drehrunde Abdomen (Fig. 178d) hat sehr umfangreiche Terga (T), die Sterna sind schmal, die Flankenhäute (FlH) liegen ventral und enthalten in den vorderen acht Segmenten Stigmen (Stg), zwei thorakale Stigmenpaare kommen dazu, das Tracheensystem enthält drei Längsstammpaare (dorsal, viszeral, lateral).

Das **Zentralnervensystem** ist typisch gebaut, abgesehen von einer häufig engen Annäherung des 1. abdominalen Ganglienpaares an das letzte thorakale, dem **Darm** fehlt ein typischer Proventriculus, der bei der Larve vorhanden ist, der Hinterdarm ist viel kleiner als bei der Larve, bei der er als Atmungsorgan dient. Die Zahl der Malpighigefäße ist besonders bei der Imago sehr groß (50–208), zweilappige kleine Labialdrüsen sind, auch bei der Larve, vorhanden. Am **Rückengefäß** finden sich große Aortendivertikel, die den Herzschlag unterstützen und während der Häutungen für ihn eintreten, bei der Imago aber während des Flugs das Herz entlasten sollen. In Verbindung mit ihnen treten Inkretdrüsen auf, deren Bedeutung noch unbekannt, die aber vermutlich den Pericardialdrüsen anderer Insekten (S. 134) homolog und homoerg sind.

Die inneren Geschlechtsorgane bilden beim ♂ und ♀ lange, den größten Teil des Hinterleibs durchziehende, paarige Schläuche. Die Hoden bestehen aus zahl-

reichen runden Follikeln, die Ovarien aus vielen eng zusammenliegenden, langen, panoistischen Ovariolen.

Die **Ovidukte** münden in eine an der Grenze des 8. und 9. Segments gelegene Vagina, die kurze Anhangsdrüsen trägt und sich im typischen Fall an der Basis eines orthopteroiden **Legeapparates** (Fig. 178e) nach außen öffnet (meiste Aeschniden, Zygopteren). Formen mit derartigen säbelförmigen Legevorrichtungen bohren ihre Eier einzeln in Pflanzenteile, während andere, die eine löffelförmig umgebildete (*Cordulegaster*) oder gar keine Legevorrichtung besitzen (Libelluliden), ihre Eier in den Schlamm versenken, bzw. (in einer Gallert-hülle) als Laich ins Wasser ablegen (s. Fig. 255, S. 461).

Die **Vasa deferentia** münden in eine am 9. Sternum gelegene Tasche. Die Geschlechts-öffnung (GÖ, Fig. 178a) ist von einem Paar von Klappen flankiert, die wahrscheinlich von Gonopoden abstammen. Die zu Spermiozeugmen vereinten Spermien werden vom ♂ unter Vorbiegung des Hinterleibs in einen am 2. Abdominalsegment ventral gelegenen **sekundären Kopulationsapparat** (Kop) gebracht. Vor der Kopulation faßt das ♂ das ♀ mit den zangenartig verlängerten, in Fig. 178 als Cerci (Cerc) bezeichneten Anhängen (morphologische Deutung unsicher) im Genick, nachdem es (bei den Anisopteren) vorher den sekundären Kopulationsapparat gefüllt hat. Bei den Zygopteren erfolgt die Füllung während der Klammerung, zuletzt biegt das ♀ seinen Hinterleib ventralwärts so weit vor, daß seine Geschlechtsöffnung an die Hinterleibsbasis des ♂ kommt und die Samenübertragung erfolgen kann.

Die Odonaten gehen auf die palaeozoischen Protodonaten zurück, die bereits die wesentlichsten Züge der Libellenorganisation zeigen (S. 299). Sie sind an Artenzahl reicher als die vorhergehende Ordnung, weiter verbreitet und trotz der Bindung an das Wasser vermöge ihrer ungewöhnlichen Flugfähigkeit ausbreitungsfähiger.

Neoptera (Insekten mit zurückdrehbaren und über dem Abdomen waagrecht zusammenlegbaren Flügeln: Ordnungen 8–32)

Überordnung: Perloidea

## 8. Ordnung: Plecoptera (Perlaria), Steinfliegen (Fig. 180)

Die Steinfliegen sind in der Regel düsterbraun, seltener grünlichgelb (z.B. *Chloroperla*) gefärbt, klein bis mittelgroß, träge und ungewandte Flieger. Sie leben hauptsächlich in der gemäßigten Zone in der Nähe der (meist strömenden) Gewässer, in denen ihre Larven am Grund und unter Steinen räuberisch leben. Etwa 2000 Arten sind bekannt.

16 Familien in den Unterordnungen Archiperlaria (Eustheniidae, Diamphipnoidae), Setipalpia (Pteronarcidae, Perlodidae, Perlidae, Chloroperlidae) und Filipalpia (Taeniopterygidae, Leuctridae, Capniidae, Nemouridae).

Die **Imagines** haben einen langgestreckten, dorsoventral etwas abgeplatteten Körper mit breitem, prognathem Kopf, der kauende, ziemlich schwache, aber sonst typische Mundwerkzeuge trägt. Die Antennen sind lang borstenförmig, die drei Ozellen und die Komplexaugen von mäßiger Größe. Die drei Thoraxsegmente sind an Umfang ziemlich gleich, der Prothorax trägt ein Halsschild, die geflügelten Segmente sind in jeder Hinsicht typisch gebaut, nur die V-Leiste der Nota ist nicht deutlich ausgeprägt. Die Sterna zeigen auch im Pterothorax keine Cryptosternie.

Die Beine sind einfache Schreitbeine mit voller Gliederzahl, der Tarsus ist dreigliedrig, mit zwei Klauen und einem Arolium versehen. Die Flügel sind glasklar oder braungetönt, beim ♂ mancher Arten (*Brachyptera trifasciata* z.B.) stummelförmig. Sie können in der

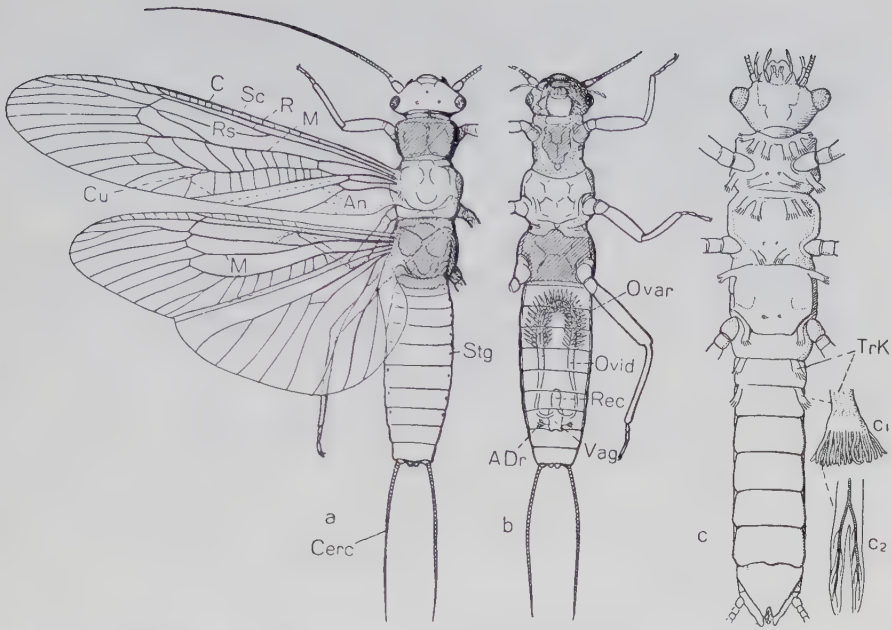


Fig. 180: **Plecoptera**. Weibchen von *Perla* a in Dorsal- und b in Ventralansicht, c Larve von *Peronarcys dorsata* in Ventralansicht. (a, b nach HANDLIRSCH, verändert, c nach NEWPORT aus WEBER).

In a Pro- und Metathorax schraffiert, in b Geschlechtsorgane eingetragen. Abkürzungen S. IX–XI.

Ruhe nach rückwärts flach auf den Hinterleib gelegt werden. Die Hinterflügel sind etwas kürzer als die Vorderflügel, haben aber einen breiten, faltbaren Analteil, beide Flügel sind im Flug offenbar voneinander unabhängig, die direkten und indirekten Flugmuskeln sind in beiden flügeltragenden Segmenten jedenfalls gleichmäßig wohlentwickelt. Die Aderung zeigt Fig. 180, bemerkenswert ist die große individuelle Variabilität der Queradern, die bei den einzelnen Unterfamilien in sehr verschiedener Zahl auftreten. Besonders groß ist diese Zahl bei den primitiven Eustheniidae, die auf Australien und Chile beschränkt sind und bei denen man geradezu noch von einem Archaedictyon reden kann.

Der Hinterleib, dessen erstes Sternum nur durch einen schmalen Membranstreifen vertreten ist, trägt in der Regel lange gegliederte Cerci, bei den Nemouridae treten an ihrer Stelle ungegliederte Stummel auf.

Die inneren Organe entsprechen im Bau fast durchweg dem Grundschemata, doch fehlt dem Darm ein Proventriculus. (Die Imago scheint keine Nahrung aufzunehmen.) Die Zahl der Malpighigefäße schwankt zwischen 20 und 60, das Tracheensystem ist bei der Imago offen (10 Stigmenpaare).

Die Gonaden (Fig. 180b) sind insofern eigenartig, als die Ovidukte und die Vasa deferentia beider Seiten mit ihren blinden Enden im Verlauf der Entwicklung miteinander verschmelzen und so einen Bogen bilden, an dem die zahlreichen panoistischen Ovariolen bzw. die langgestreckten (*Nemoura*) oder eiförmigen (*Perla*) Hodenfollikel traubig sitzen.



Die Ovidukte (Ovid) des ♀ vereinigen sich in einer weiten, mit Anhangsdrüsen (ADr) versehenen Vagina (Vag), die ein sackartiges Receptaculum (Rec) trägt; die Geschlechtsöffnung liegt am Hinterrand des 8. abdominalen Sternums, ein Legeapparat fehlt. Beim ♂ mündet der unpaare Ductus ejaculatorius, der eine Samenblase trägt, am Hinterrand des 9. Sternums aus, das ebenfalls eine Subgenitalplatte bildet. Ein Penis und andere äußere Geschlechtsorgane fehlen, doch können die Cerci und überhaupt die letzten Hinterleibsringe für die Kopulation umgestaltet sein. Diese findet im Sitzen statt, die ♀ lassen ihre großen Eiballen im Flug ins Wasser fallen.

Die Keimesentwicklung zeigt Anklänge an das Verhalten der Apterygoten (S. 190, Fig. 112). Die Metamorphose ist eine Archimetabolie, die Larven sind äußerst imagoähnlich, haben aber kräftigere Mundwerkzeuge, die Flügel bilden sich allmählich im Laufe zahlreicher (über 20), auf ein bis mehrere Jahre verteilter Häutungen aus. Den Prätersen fehlen Haftapparate. Das Tracheensystem ist geschlossen, Tracheenkiemen (TrK) kommen, vor allem an der Bauchseite des Thorax, als kurze, unbewegliche, in zahlreiche Schläuche zerfaserte Anhänge vor (Fig. 180c), doch gibt es auch einfache Hautatmung an äußerlich nicht besonders differenzierten Stellen der Beine oder des Rumpfes (*Nemoura*). Abdominalkiemen sind seltener und nur in ganz seltenen Ausnahmefällen von Gliedmaßen abgeleitet. Im Hinterdarm von *Nemoura* kommen dünnwandige „Blutkiemen“, d.h. nicht mit Tracheen versorgte, aber durchblutete Schläuche vor, die möglicherweise als zusätzliche Atmungsorgane dienen.

Auch die Plecopteren bilden eine Gruppe von Reliktcharakter, die auf die permischen Paraplecoptera zurückgeht. Näher verwandt sind sie weder mit den Ephemeropteren noch mit den Odonaten, ihre Fähigkeit, die Flügel zurückzulegen, läßt die Möglichkeit einer Ableitung von den Neoptera zu, wenn die Fähigkeit des Zurücklegens der Flügel nicht polyphyletisch entstanden ist. Ihre sichere Einordnung im System muß vorläufig noch offen bleiben.

Da die plesiomorphen Archiperlaria ausschließlich in der Südhemisphäre (Südamerika, Australien, Neuseeland, aber nicht Südafrika) vorkommen, liegt die Vermutung nahe, daß sie dort entstanden und vielleicht in der permischen Eiszeit über Süd- und Mittelamerika nach Norden vorgedrungen sind, wo die Setipalpia und Filipalpia ausgebildet wurden. Von dort gelang es den höchst entwickelten Familien beider Unterordnungen in der Oberkreide bis Eozän den Äquator nach Süden nochmals zu überschreiten und bis in die Südkontinente vorzudringen.

Paurometabola (Polyneoptera) (Embioptera + Orthopteroidea + Blattopteriformia)

#### 4. Überordnung: Embioptera (Embioidea)

### 9. Ordnung: Embioidea, Spinnfüßer (Fig. 181)

Diese noch nicht sehr gut erforschte Ordnung mit 8 Familien, z.B. Embiidae, enthält vorwiegend kleine, düster gefärbte, paurometabole Arten, die in allen Stadien auf dem Land unter Steinen in selbsthergestellten Gespinsttunneln leben. Die Gruppe fehlt in Deutschland, sie ist auf wärmere Länder beschränkt. Schätzungsweise 2000 Arten, wovon bisher allerdings erst weniger als 300 Arten beschrieben wurden.

Der große prognathe Kopf trägt kauende Mundwerkzeuge und fadenförmige Antennen; Komplexaugen sind vorhanden, Ozellen fehlen. Der Thorax ist homonom gegliedert, alle seine Segmente sind gegeneinander beweglich, die Beine haben drei Tarsenglieder und zwei Klauen, das vergrößerte Grundglied der Vordertarsen

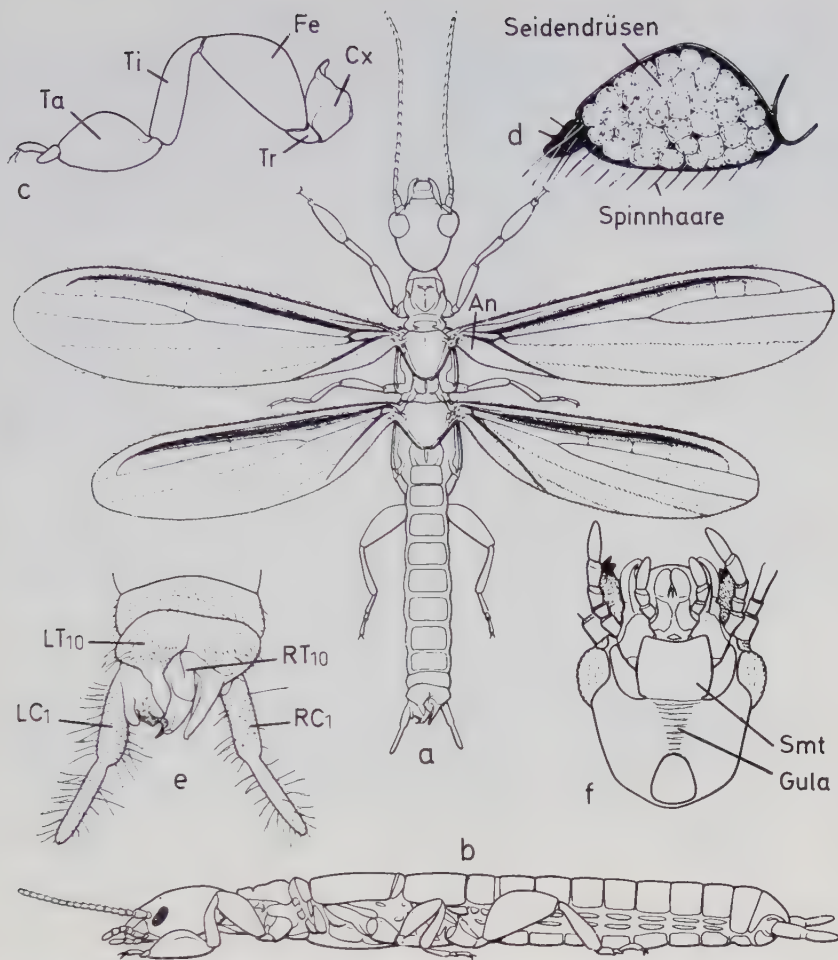


Fig. 181: Embioptera. *Oligotoma saundersii*. (Nach ZIMMERMAN).

a Männchen, b Weibchen in Seitenansicht, c Vorderbein des Weibchens, d Spinnapparat im Vordertarsus, e asymmetrisch gebaute Hinterleibsanhänge des Männchens in Dorsalansicht, f Kopf des Männchens von unten.

LC<sub>1</sub> = 1. Glied des linken, RC<sub>1</sub> = des rechten Cercus, LT<sub>10</sub> = linke und RT<sub>10</sub> = rechte Hälfte des 10. Abdominaltergits (Supraanalplatte).

enthält Seidendrüsen. Flügel fehlen dem ♀, beim ♂ sind beide Paare gleich, schmal und arm an Adern, zumal an Queradern. Das Abdomen ist zylindrisch, Legeapparate und Kopulationsorgane fehlen, als Klammerorgane dienen die sexualdimorphen Mandibel und die beim ♂ asymmetrischen Cerci, Ovarien kamm-, Hoden traubenförmig.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Embien sind nicht geklärt.

## Überordnung: Orthopteroidea (Geradflügler) (Fig. 182–186)

Die Ordnungen dieser Überordnung haben die weit voneinander getrennten Hüften – und wenn sie geflügelt sind – das Vorhandensein eines Praecostalfeldes im Vorderflügel und eines fächerförmig faltbaren Analfeldes im Hinterflügel gemeinsam. Konventionell teilt man sie in vier Ordnungen ein. Die Stellung der Notoptera und Dermaptera erscheint nach neueren Überlegungen nicht gesichert. Sie werden auch zusammen mit den Blattopteroidea in die Gruppe der Blattopteriformia gestellt, die Dermapteren durch die Umbildung des 7. Abdominalsternits im weiblichen Geschlecht zu einer langen Subgenitalplatte, was

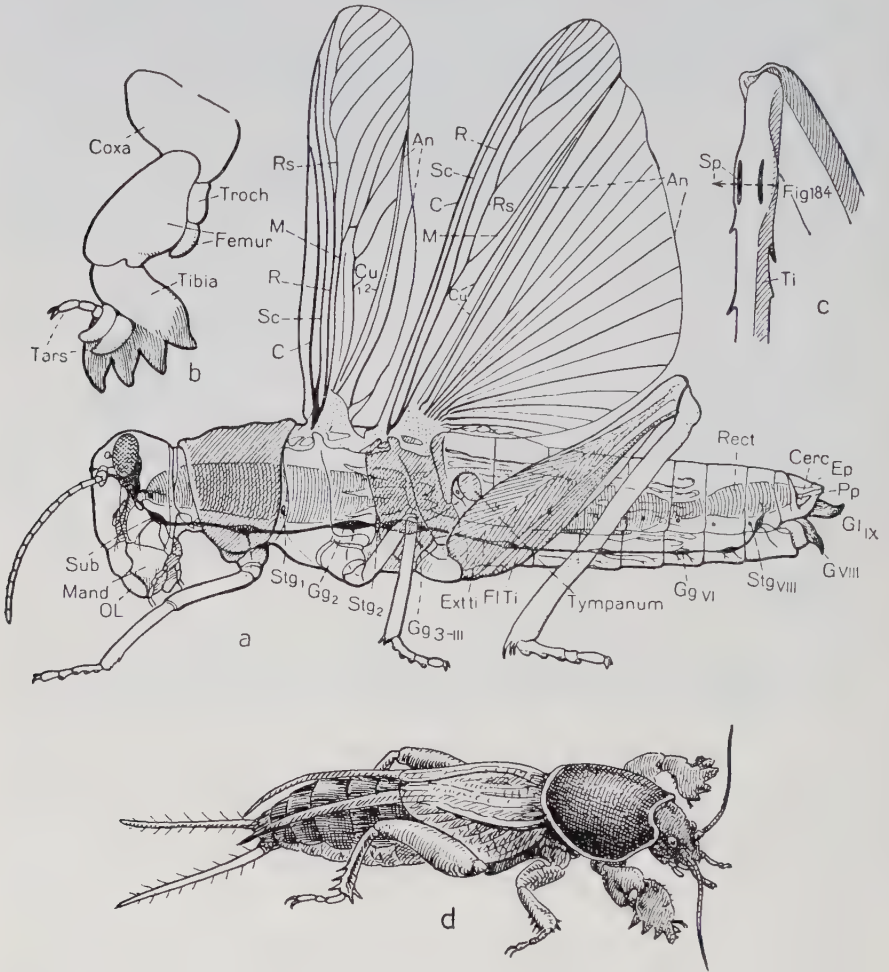


Fig. 182: Saltatoria.

a Bauplan eines Feldheuschreckenweibchens als Beispiel für die Saltatorien. Nervensystem und Darm eingezeichnet, Zwischengeäder der Flügel fortgelassen, Muskeln in den Schenkeln der Sprungbeine dargestellt. b Grabbein (Vorderbein) von *Gryllotalpa*. c Kniegelenk eines *Decticus*-Männchens mit den spaltförmigen Eingängen in die Tympanalhöhlen. Der Pfeil in c verweist auf Fig. 184. d Maulwurfsgrille, *Gryllotalpa gryllotalpa*. (Aus DIEHL-WEIDNER). Abkürzungen s. Text und S. IX–XI.



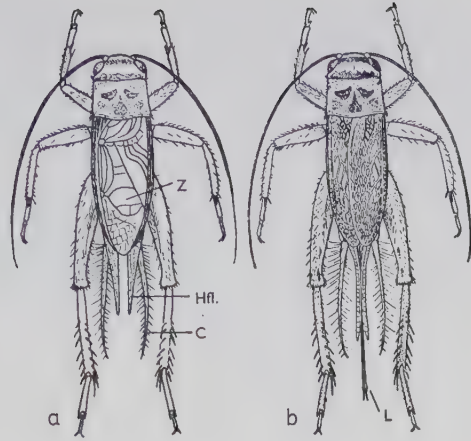


Fig. 183: Heimchen, *Acheta domestica*. (Aus WEIDNER 1971).  
a Männchen, b Weibchen. C = Cercus, Hfl = Hinterflügel, Z = Zyrporgan.

von HENNIG als Vorstufe der für die Blattopteroidea charakteristischen Genitalkammer angesehen wird, und die Notoptera, weil der Aufbau ihres Ovipositors eher mit dem reduzierten Ovipositor der Blattopteroidea als mit dem der Saltatoria übereinstimmen soll.

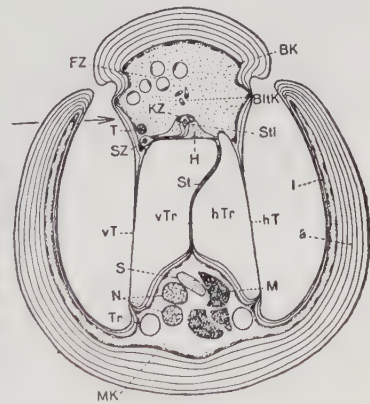
## 10. Ordnung: Saltatoria, Schrecken

1. **Unterordnung: Notoptera** mit der Familie Grylloblattidae und der einzigen Gattung *Grylloblatta* (Fig. 185) mit 12 Arten, meistens Bewohner der hochalpinen Regionen in Nordamerika, Japan und Ostasien.

2. **Unterordnung: Ensifera** mit den Familien Gryllidae (Grillen Fig. 40, 183), Gryllotalpidae (Maulwurfsgrillen Fig. 182d), Stenopelmatidae, Gryllacrididae, Schizodactylidae, Rhaphidophoridae, Tettigoniidae (Laubheuschrecken). Etwa 6000 Arten.

3. **Unterfamilie: Caelifera** mit den wichtigen Familien Proscopiidae (Fig. 185), Pamphagidae, Pyrgomorphidae, Acrididae (Feldheuschrecken samt Wanderheuschrecken), Tetrigidae, Tridactylidae und Cyllindracheridae. Etwa 10000 Arten.

Fig. 184: Das tibiale Tympanalorgan von *Decticus verrucivorus* auf einem Querschnitt durch die Tibia (Pfeil in Fig. 182c). (Nach SCHWABE aus FRIEDRICH). BK = Blutkanal, BltK = Blutzellen, ä, i = äußere, innere Wand der die Tympanaltasche deckenden Hautduplikatur, FZ = Fettzellen, H = Hüllsubstanz, hT, vT = hinteres, vorderes Tympanum, hTr, vTr = hintere, vordere Trachee, KZ = Kappenzelle, M = Muskel, MK = Muskelkanal, N = Nerven, S = Sehne, St = Steg, Sti, Stift = SZ = Sinneszelle, T = Tympanalnerv, Tr = Trachee.



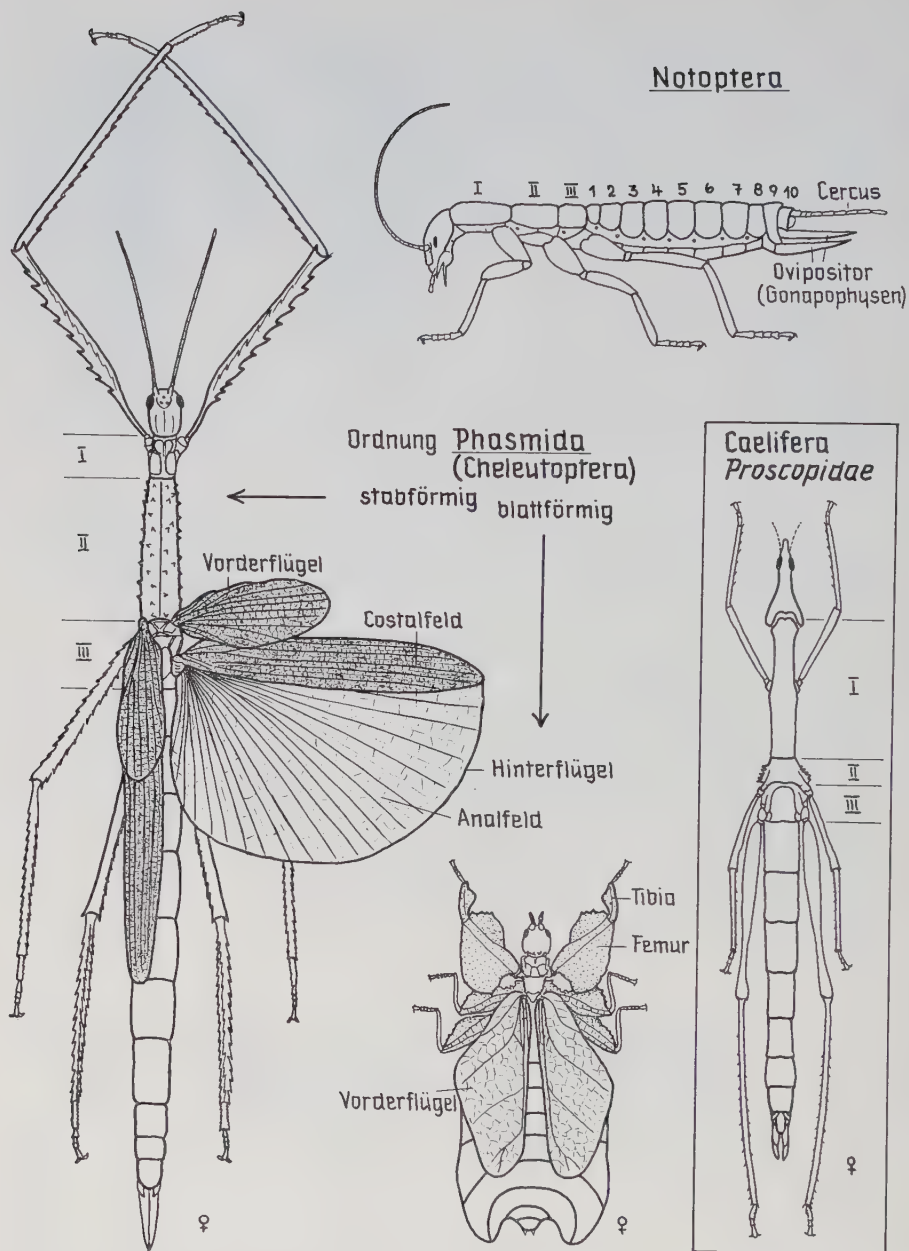


Fig. 185: Notoptera und Phasmida.

Die stabförmige Phasmide ist *Vetilia wuelfingi*, Nordaustralien, die blattähnliche *Phyllium frondosum*, Neu-Guinea, die stabheuschreckenähnliche Feldheuschrecke *Taxiarchus superbus*, Südamerika. Man beachte die Proportionen der Thoraxsegmente. (Nach BRUNNER VON WATTENWYL und REDTENBACHER).

## 11. Ordnung: Phasmida (Cheleutoptera), Gespenstheuschrecken (Fig. 185)

mit den Familien Phasmatidae (Fig. 2d, 185), Phyllidae (Fig. 185). Rund 2500 Arten.

## 12. Ordnung: Dermaptera, Ohrwürmer (Fig. 186)

Nicht ganz 1500 Arten.

1. **Unterordnung: Forficulina** mit 6 Familien z.B. Labiduridae, Labiidae und Forficulidae (Fig. 186a).

2. **Unterordnung: Arixeniina** mit der Familie Arixeniidae und der einzigen Gattung *Arixenia*, die mit 2 Arten auf dem Kot bzw. in den Hauttaschen von Fledermäusen in der malayischen Subregion lebt.

3. **Unterordnung: Diploglossata** mit der Familie Hemimeridae und der einzigen mit 7 Arten auf der Hamsterratte *Cricetomys gambianus* im tropischen Afrika lebenden Gattung *Hemimerus* (Fig. 186c).

Die Orthopteroidea sind mit verschwindend wenigen Ausnahmen freilebende mittelgroße bis sehr große Landtiere. Abgesehen von den oben bereits genannten Epizoen sind sie Räuber (die meisten Laubheuschrecken) oder Pflanzenfresser, meist wärmeliebend und daher in den Tropen besonders reich vertreten, zum großen Teil Tagtiere (Acrididen u.a. Saltatorien), aber z.T. auch Höhlentiere (viele Stenopelmatiden) und Nachttiere (Dermapteren, viele Grylliden und Tettigoniiden).

Larven und Imagoes haben die gleiche Lebensweise, die Metamorphose ist eine Paurometabolie einfacher Art, die imaginalen Merkmale, zumal die Flügel, stellen sich allmählich im Verlauf der (meist nicht über zehn) Häutungen ein. Die Eier werden in der Regel in Pflanzenteile, in den Boden oder in Verstecke (Dermapteren) abgelegt. Ovoviviparie oder Viviparie zeigen *Arixenia* und *Hemimerus* (S. 278), Parthenogenese kommt bei den Phasmiden vor (S. 274).

Die Körperdecke ist kräftig sklerotisiert, oft rauh, stark bedornt oder mit anderen Fortsätzen versehen, die Färbung ist grau, braun, gelb, grün oder schwarz, seltener sind blaue und lebhaft rote Töne (Hinterflügel mancher Acrididen); sehr häufig kommen mehrere Pigmente nebeneinander vor und bilden Zeichnungen, die sich

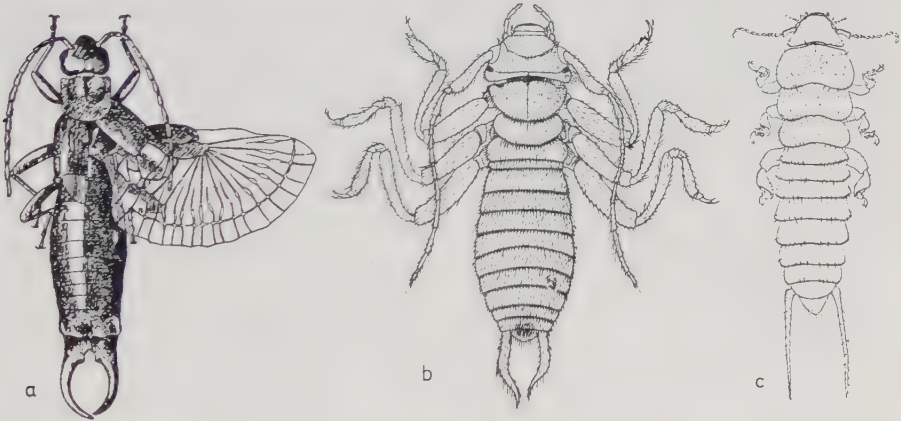


Fig. 186: Dermaptera.

a *Forficula auricularia*, Männchen mit einseitig gespannten Flügeln. (Nach CHOPARD).  
b *Arixenia esau* Bewohner der Nackt- und Halsbandfledermaus *Cheiromeles torquatus*, Sarawak. (Nach JORDAN 1909). c *Hemimerus* sp. von der Hamsterratte *Cricetomys gambianus*, Afrika. (Nach ZUMPT 1966).



oft durch morphologischen oder physiologischen Farbwechsel der Umgebung anpassen (S. 291, 446). Verbergrachten sind überhaupt häufig.

Der Bau des **Kopfes**, der bei den Saltatorien orthognath, bei den Phasmiden und Dermapteren prognath ist, entspricht dem Grundschema von Fig. 4 und 35, die Mandibel sind je nach der Ernährungsweise etwas verschieden ausgestaltet. Die Antennen sind meist vielgliedrig borsten- bis fadenförmig, die Komplexaugen eukon mit weichen terminalen Kegeln.

Der **Thorax** zeigt bei den Saltatorien ziemlich homonome Gliederung, bei den Phasmiden ist der Pro-, bei den Dermapteren der Mesothorax verhältnismäßig klein. Das Pronotum ist als Halsschild entwickelt und reicht seitlich weit herab, dem Mesothorax fehlt ein Postnotum, die Sterna sind breit, die Beine artikulieren weit seitlich, die Muskulatur der Vorder- und Hinterflügel ist im wesentlichen gleich, direkte und indirekte Flugmuskeln sind dem Grundplan entsprechend ausgebildet, der Flug ist im allgemeinen ungeschickt, doch gibt es, besonders unter den Acrididen, auch gute Flieger.

Die beiden **Flügel**paare haben ein reiches Zwischengeäder, sind aber sonst voneinander verschieden; die Vorderflügel bilden Tegmina, d.h. sie sind pergamentartig fest, pigmentiert, nicht faltbar und decken in der Ruhe die zarten, meist glasklaren, mit einem großen fächerartig zusammenlegbaren Analfeld versehenen Hinterflügel. Im typischen Fall sind die Hinterflügel wenig länger als die vorderen und werden in der Ruhe gerade gestreckt dem Hinterleibsrücken aufgelegt. Nicht selten kommt es aber zu einer Verkürzung der Tegmina (*Tetrix*, viele Phasmiden, Grylliden), und bei den Dermapteren werden die Hinterflügel nicht nur gefaltet, sondern mehrfach geknickt unter den kurzen Tegmina geborgen (Fig. 182a). Auch eine Verkürzung oder vollständige Reduktion beider Flügelpaare kommt vor, z.B. bei vielen Phasmiden (Fig. 2d), den parasitischen Arixeniiden und Hemimeriden. Wo beide Flügelpaare ausgebildet sind, schwingen sie gemeinsam (synchron), die Tegmina beteiligen sich also, im Gegensatz zu den Elytren der Käfer (S. 368), wesentlich am Flug.

Die **Beine** haben mäßig große Coxen und sind bei den Phasmiden und Dermapteren durchweg Schreitbeine, bei den Saltatorien sind die Hinterbeine zu verlängerten Sprungbeinen mit mächtigen Schenkeln und entsprechend verstärkten Extensoren der Tibia (Ext ti) umgebildet, während die Flexoren die normale Stärke bewahrt haben (Fl. Ti, Fig. 182a). Zu maulwurfsfpotenähnlichen Grabbeinen mit gezählter Tibia sind die Vorderbeine der Gryllotalpiden (Fig. 182b, d) und Cylindrachetiden geworden, die eine grabende Lebensweise haben. Die Tarsen sind 3-5gliedrig, Euplantulae und prätarsale Haftapparate (Arolium) kommen vor, zwei Klauen sind regelmäßig vorhanden, sie fehlen den Hinterbeinen der Tridactyliden, wo der Tarsus nur ein einfacher Fortsatz ist, zu dem zwei lange Sporne kommen.

Der **Hinterleib** zeigt mehr oder minder deutlich zehn Segmente und die Afterklappen, das 1. und das 10. Sternum sind reduziert. Gegliederte (Grylloblattidae) oder ungliederte, lange (Gryllidae) oder kurze Cerci sind regelmäßig vorhanden. Bei den Forficuliden sind die Cerci des ♂ zangenförmig (Fig. 186a), stark sklerotisiert und dienen meist als Verteidigungswaffe. Bei den ♀♀ sind sie weniger stark gebogen, mit Ausnahme mancher Arten (z.B. *Labidura riparia*), bei denen sie besonders fest zupacken und zum Festhalten der Beute dienen. Bei den Larven einiger Gattungen (*Diplatys*, *Karschiella*) sind noch mehrgliedrige Cerci vorhanden, deren Grundglieder sich während der Metamorphose zu den Zangen der Imagines weiterentwickeln.

Weit verbreitet ist unter den ♂♂ der Saltatorien die Fähigkeit zur **Stridulation**. Die Töne werden z.B. durch Aneinanderreiben von Schrilladern und -kanten beider Tegmina (Laubheuschrecken und Grillen, Fig. 52, 183a, Z) oder durch Reiben einer Zahnreihe der

Hinterbeine an den Tegmina oder dem Abdomen erzeugt (Acrididen). Manche Arten, z.B. *Calliptamus italicus* stridulieren durch Aneinanderreiben der Mandibel. Die zur Tonerzeugung befähigten Arten haben durchweg in beiden Geschlechtern **Gehörorgane** (Tympanalorgane), die entweder an der Basis des Abdomens (Acrididen, Fig. 182a) oder unter dem Kniegelenk in der Schiene (Ensifera) gelegen sind (Fig. 182c). Im ersten Fall liegen die Tympana, verdünnte Hautstellen, an die sich innen ein erweiterter Tracheenast legt, frei, im letzten Fall sind sie oft in Tympanaltaschen versenkt. Näheres über den sehr komplizierten Feinbau der Organe und das Verhältnis der stets mononematischen Skolopiden zu dem Tympana zeigt an einem Beispiel Fig. 184.

Die **inneren Organe** entsprechen in allen wesentlichen Zügen dem Grundschema, traubige Labialdrüsen sind vorhanden, das Tracheensystem, das laterale und dorsale Längsstämme aufweist, zeigt bei den Acrididen zahlreiche Tracheenblasen, die Zahl der abgegliederten Abdominalganglien, deren erste sich regelmäßig an das letzte thorakale Ganglion anschließen, übersteigt nie sechs (Fig. 182a), der Darm ist durch einen kräftig gezähnten Proventriculus und zahlreiche Malpighigefäße gekennzeichnet, er verläuft gerade (Fig. 182a) oder bildet nur eine Schlinge. Zu den im Kranz um das Vorderende des Mitteldarms angeordneten Caeca kommen bei manchen Saltatorien und den Phasmiden weiter hinten am Mitteldarm gelegene Ampullen, die bei den Phasmiden den Malpighigefäßen ähneln. Bei den Gryllidae ist der Mitteldarm sehr kurz, und die Nahrung gelangt gar nicht in ihn hinein, da die Valvula cardiaca ihn ganz durchsetzt und bis weit in den Hinterdarm reicht. Die Malpighigefäße münden inmitten des Hinterdarms.

Die Ovarien sind ein- oder mehrfach kammförmig, die Zahl und Länge der panoistischen Ovariolen und damit der Gesamteindruck der Eierstöcke wechseln stark (Fig. 190a).

Bei den Dermapteren finden sich keine weiblichen äußeren Geschlechtsorgane, die unpaare, ausnahmsweise wie die männliche hinter dem 9. Sternit gelegene Geschlechtsöffnung führt in einen sehr kurzen Gang, der die beiden Ovidukte aufnimmt. Auch bei den anderen Gruppen ist die Vagina wenig entwickelt (Fig. 190a), funktionell tritt an ihre Stelle eine **Genitalkammer** (GK), die durch das vorspringende 8. abdominale Sternum gebildet wird und in die das Receptaculum sowie die Anhangsdrüsen münden (bei den Phasmiden auch eine Bursa copulatrix). An Stelle typischer Anhangsdrüsen finden sich bei den Acrididen (Fig. 190a) schlauchförmige Verlängerungen der Ovidukte (Dr). In ihr Sekret werden die Eier eingebettet, nachdem sie mittels der nicht zu einem Legesäbel vereinten, gekrümmten Gonapophysen (Fig. 182a) unter Versenkung des ganzen Hinterleibs in die Erde oder in Pflanzenteile eingebracht wurden. Ein typischer säbelförmiger Legeapparat kommt dagegen den Laubheuschrecken und Grillen zu, bei den letzteren fehlt allerdings die mediale Gonapophyse des 9. Segments, die auch bei den Acrididen sehr klein ist (Fig. 190a). Eine weitgehende Rückbildung und Versenkung des Legeapparats zeigen die Phasmiden.

Die Hoden sind kammförmig bis traubig gebaut, die Vasa deferentia, die sich zuweilen zu «Nebenhoden» aufknäueln und Samenblasen bilden können, münden in einen muskulösen unpaaren Ductus ejaculatorius, der auch eine große Anzahl schlauchförmiger Anhangsdrüsen aufnimmt, deren Sekret die Spermatophorenwand bildet (S. 271, Fig. 158).

Die äußeren Geschlechtsorgane sind äußerst vielgestaltig, das 9. Sternum, das die Genitalkammer bilden hilft, trägt statt zangenförmiger Harpagonen noch griffelförmige Styli; der Penis macht vielfach, im Zusammenhang mit der besonderen Form der Samenübertragung, einen reduzierten Eindruck (S. 271). Eine Sonderstellung nehmen die Dermapteren ein, unter denen es primitive Formen mit paarigen Penis und Ductus ejaculatorius gibt (*Anisolabis*) und bei denen auch die typischen Anhangsdrüsen fehlen.

## Überordnung: Blattopteriformia (Blattoidea, Oothecaria)

Hierher gehören auf jeden Fall die Ordnungen 13–15 und die Zoraptera, die allerdings von einigen Autoren zu den Paraneoptera (s. S. 330) gestellt werden. Dagegen werden auch Neuroptera und Dermaptera hierher gerechnet (s. S. 320).

### 13. Ordnung: Mantodea, Fangheuschrecken (Gottesanbeterinnen) (Fig. 188a)

Die etwa 1800 beschriebenen Arten werden auf 8 Familien verteilt: die Metallyticidae und Mantoididae mit nur je einer Gattung, die Amorphoscelidae, die kurzflügeligen, die altweltliche Wüstenzone bewohnenden Eremiaphilidae, die Hymenopodidae, die Mantidae mit 21 Unterfamilien und die bizarren Empusidae (Teufelsblume, *Idolomantis diabolica*).

### 14. Ordnung: Blattodea, Schaben (Fig. 187)

28 Familien mit rund 3500 Arten. Die wichtigsten Familien sind die Blaberidae, Blattidae, Blattellidae und Ectobiidae.

### 15. Ordnung: Isoptera, Termiten (Fig. 188b–g, 189)

Die rund 2000 Arten verteilen sich auf die Familien Mastotermitidae, Kalotermitidae, Hodotermitidae (+ Termopsidae), Rhinotermitidae und Termitidae.

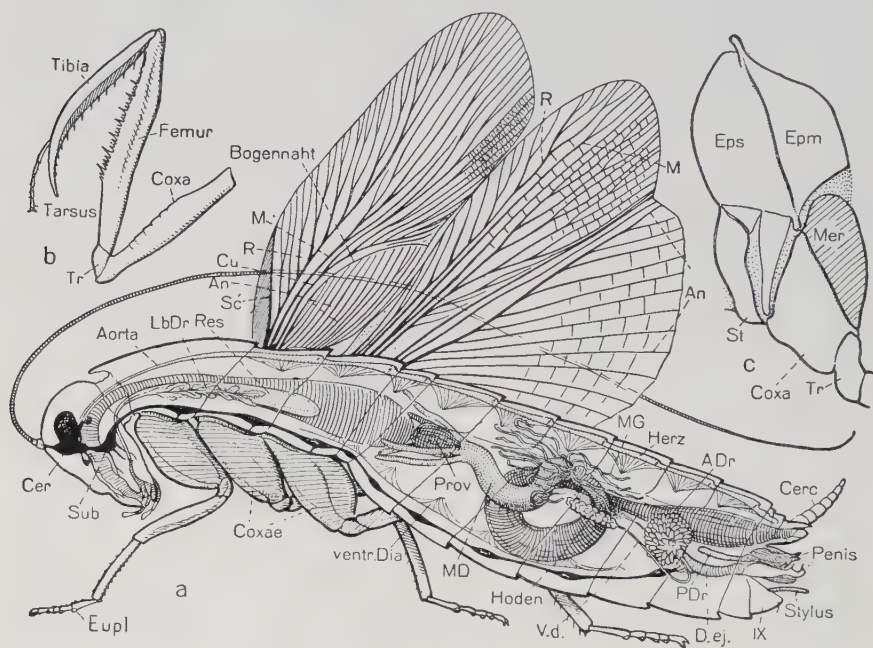


Fig. 187: Blattopteriformia.

a Bauplan eines vollflügeligen Schabenmännchens, Seitenansicht, rechte Hälfte, Segmentgrenzen angedeutet; Labialdrüsen, Darm, Zentralnervensystem (schwarz), Zirkulations- und Geschlechtsorgane eingetragen. b Raubbein (Vorderbein) einer Fangheuschrecke (*Empusa*). (Nach HANDLIRSCH). c Steropleuralregion und Beinansatz im geflügelten Segment (Mesothorax) einer Termiten (*Reticulitermes*) (Nach WEBER). Abkürzungen im Text und S. IX–XI.



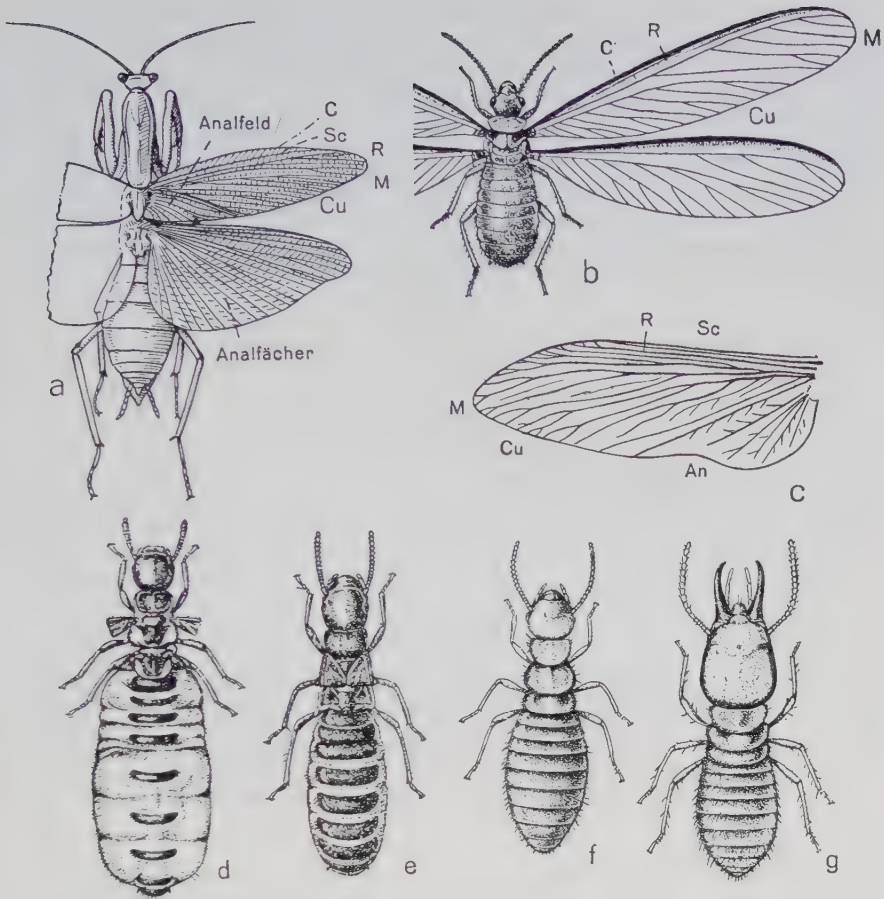


Fig. 188: Blattopteriformia.

a *Mantis religiosa*. (Nach BRUNNER VON WATTENWYL). b *Macrotermes bellicosus*, Geschlechtstier. (Nach BOGDANOW-KATJKOW). c Hinterflügel von *Mastotermes darwiniensis* (schematisiert nach HANDLIRSCH), d Weibchen (Königin), e Männchen von *Reticulitermes flavipes*, geflügelte Form nach Abwurf der Flügel, f Arbeiter und g Soldat von *Prohormotermes simplex* (Nach BANKS & SNYDER aus IMMS).

## 16. Ordnung: Zoraptera, Bodenläuse (Fig. 191)

Die einzige Familie Zorotypidae enthält nur eine Gattung *Zorotypus* mit 23 Arten.

Die Blattopteriformia sind durchweg wärmeliebende terrestrische, kleine bis sehr große Formen, die fast ausschließlich in den Subtropen und Tropen leben. Nur einige Schaben gehen weiter nach Norden (*Ectobius*), einige andere sind Bewohner menschlicher Bauten und weltweit verschleppt. Ausgesprochene Sonnentiere sind die räuberischen, großen bis sehr großen Mantiden (*Mantis religiosa* kommt in Süddeutschland noch vor); die Schaben sind lichtscheue Allesfresser, die Termiten, die individuenreiche Staaten bilden und ebenfalls lichtscheu sind, leben (in selbsthergestellten Höhlen und Bauten) von Holz, von selbst-kultivierten Pilzen und anderen pflanzlichen Stoffen (S. 471). Die kleinen Zorapteren leben versteckt von Kryptogamen und vielleicht (besonders die geflügelten) auch von Milben.

Die Färbung ist bei den Mantiden vorwiegend grün, doch sind auch andere, lebhafte Farbtöne häufig; Verberge- und Locktracht (Rinden-, Blatt- und Blüten-nachahmung) kommt vor. Sie Schaben sind meist, die Termiten immer düster gefärbt, die Termitenarbeiter und -soldaten klein, zarthäutig und größtenteils farblos (« weiße Ameisen »). Die Zorapteren sind unscheinbar gefärbt, zarthäutig und klein.

Der Kopf, der bei den Schaben und weniger deutlich bei den Mantiden hypognath getragen wird (Fig. 187a), hat typische kauende, orthopteroide Mundteile, die Mandibeln bilden bei den Mantiden einen wirksamen Scherenapparat. Die Antennen sind bei den Schaben besonders lang (Fig. 187a) und, wie bei den Mantiden, borstenförmig. Bei den Termiten sind sie kürzer und rosenkranzförmig (Fig. 188).



Fig. 189: *Nasutus*, Soldat einer Nasutitermitine. (Nach WEIDNER aus SORAUER).

Drei Ozellen gibt es bei den Mantiden und den geflügelten Formen der Zorapteren, höchstens zwei bei den Schaben und Termiten. Die Arbeiter und Soldaten der letzteren sind in der Regel blind, ebenso die ungeflügelten Morphen der Zorapteren. Im übrigen sind Komplexaugen vorhanden, die bei den Mantiden kugelig vorquellen (Fig. 188a) und, wie bei den Schaben, eukon sind. Als besonders eigenartige Anpassungen an das Dunkel-leben gibt es bei den letzteren eine Umfassung der Spitze der Kristallkegel durch die apikalen Enden des Rhabdoms der sonst typischen Appositionsaugen und retinomotorische Erscheinungen (S. 126).

Der Rumpf ist bei den Schaben besonders stark abgeplattet, die Pleuren und Flankenhäute sind schmal. Der Thorax ist, zumal bei den Schaben und Termiten, durch mächtig entwickelte, einander in der Mittellinie genäherte Coxen gekennzeichnet, an denen das Meron so weit herabreicht, daß es den Trochanter fast be-rührt (Spalthüfte, Fig. 187c). Dadurch wird die das Meron abgrenzende Naht zur Verlängerung der Pleuranht

Die Beine sind im übrigen einfache Schreitbeine mit Ausnahme der Vorderbeine der Mantiden, die als Raubbeine im Sinne von Fig. 187b entwickelt sind. Die Tarsen sind in der Regel fünfgliedrig und stets zweiklauig, bei den Zorapteren sind sie zweigliedrig, selten dreigliedrig. Prätersale Haftvorrichtungen (Arolium) und Euplantulae (Fig. 187a, Eupl) kommen vor. Die Vorderflügel sind bei den Schaben und Mantiden Tegmina, die sich durch ein bogenförmig abgegrenztes Analfeld (Bogennaht!) von denen der Orthopteroidea unterscheiden, denen sie hinsichtlich der Ruhestellung und der Muskulatur gleichen. Für die Schaben ist eine ungewöhnliche Kürze der Subcosta und starke Verzweigung des Radius nach dem Vorderrand hin kennzeichnend, ein Zwischengeäder ist, auch bei den Mantiden, vorhanden. Der zartgebaute Hinterflügel enthält spärlichere Queradern und hat ein faltbares Analfeld, das bei den Homoeogamiidae (Blattodea) auf einen kleinen umlegbaren Lappen beschränkt ist. Ähnliches Verhalten zeigt der Hinterflügel der primitiven Gattung

*Mastotermes* (Fig. 188c), während die übrigen Termiten gleich ausgebildete Vorder- und Hinterflügel (ohne Analfeld) haben. Diese Homonomie ist also eine sekundäre Erwerbung, ebenso wie die Aderarmut, die besonders die Termitidae (Fig. 188b) im Gegensatz zu den Mastotermitidae u. a. zeigen. Bei den Zorapteren sind die Hinterflügel kleiner als die Vorderflügel. Die Flügel werden von den Imagines später abgeworfen. Daneben kommen auch primär flügellose Imagines vor. Flügelreduktion gibt es bei vielen Schaben (♀♀ von *Blatta* u. a.), und die Geschlechtstiere der Termiten werfen nach dem Hochzeitsflug an vorgebildeten Bruchlinien die Flügel ab (Fig. 188b, d, e). Völlig flügellos sind die Arbeiter und Soldaten der Termiten und gewisse Morphen der Zorapteren.

Der **Hinterleib** zeigt ein verkleinertes erstes Segment und eine Rückbildung der Terga im hintersten Abschnitt (Fig. 190a). Kurze mehrgliedrige oder (bei den Zorapteren und höheren Termiten) eingliedrige Cerci sind vorhanden.

Die **inneren Organe** entsprechen etwa dem Grundschemata, das Gehirn zeichnet sich durch zweibecherige Pilzkörper aus, mehrlappige, traubige Labialdrüsen (LbDr), die oft ein Reservoir haben (Res, Fig. 187a), sind vorhanden, der Darm ist mit einem stark bewaffneten Proventriculus (Prov), mit Blindsäcken am Anfang des Mitteldarms und bei den Termiten mit 2-8, bei den Schaben und Mantiden mit zahlreichen Malpighigefäßen (MG) versehen. Der Hinterdarm ist bei den Termiten in mehrere Abschnitte gegliedert und gewunden, aber auch bei den Schaben im Verhältnis zum Mitteldarm (MD) lang (Fig. 187a). Das Tracheensystem ist sehr vollständig entwickelt, ventrale, dorsale und laterale Längsstämme kommen vor (erstere fehlen den Isopteren), die Stigmen sind vollzählig. Das Herz samt den Flügelmuskeln reicht bei den Schaben bis in den Mesothorax (Fig. 187a) und hat segmental angeordnete Seitenadern. Abdominale Rückendrüsen, die bei der Kopulation eine Rolle als Reizmittel spielen, kommen den Schaben-♂ zu, eigenartige Frontaldrüsen haben die Soldaten mancher Termiten (Nasuti). Zur Symbiose s. S. 508).

Die Ovarien sind kammförmig, die Ovariolen panoistisch, ihre Zahl ist besonders groß bei den Termitenköniginnen, deren Hinterleib durch die riesigen Eierstöcke so stark aufgetrieben wird, daß die Sklerite nur als kleine, dunkle Spangen auf den gedehnten Interskleritalhäuten liegen (Fig. 188d, Physogastrie, bei Termitidae noch ausgeprägter).

Paarige, mit Drüsen versehene Receptacula kommen den Schaben zu, die auch, ebenso wie die Mantiden, mächtige, funktionell asymmetrische Anhangsdrüsen haben. Sie umhüllen ihre Eimassen mit den durch Mischung erhärtenden Sekreten dieser Drüsen und legen die so gebildeten Pakete (Ootheken) entweder ab (Mantiden, manche Schaben) oder schleppen sie in der Genitalkammer mit sich herum bis kurz vor oder bis zu dem Auskriechen der Junglarven (andere Schaben, Viviparie s. S. 279). Anhangsdrüsen besitzen auch die Termiten-♀♀, die keine Ootheken bilden. Die Geschlechtsöffnung liegt in der Genital-

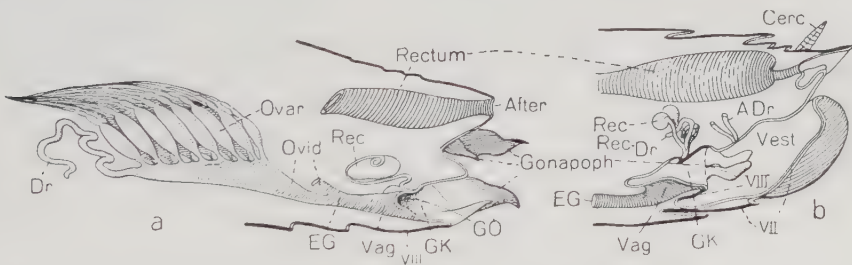


Fig. 190: Der weibliche Geschlechtsapparat, a einer Feldheuschrecke (*Dissosteira*) als Beispiel für die Orthopteroidea, b einer Schabe (*Blatta*) als Beispiel für die Blattopteriformia. (Nach SNODGRASS, verändert).



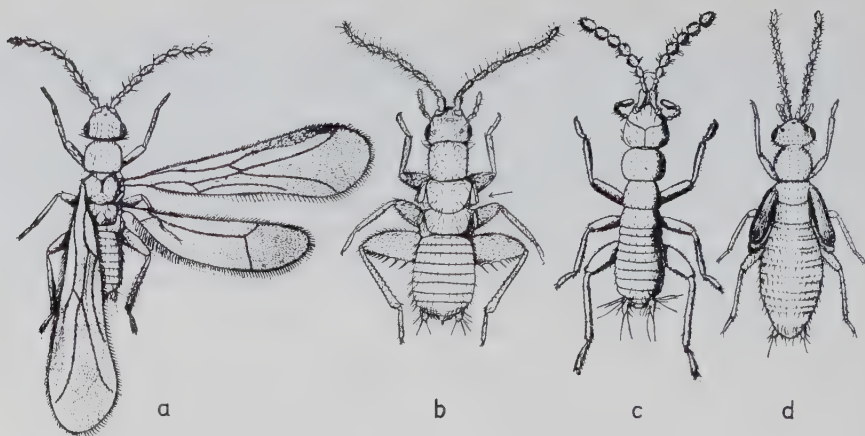


Fig. 191: Zoraptera.

a Geflügelte Imago von *Zorotypus brasiliensis*, b entflügelte Imago von *Z. mexicanus* (der Pfeil zeigt auf die Flügelstummel), c primär flügellose Imago von *Z. guineensis*, d Nympe von *Z. hubbardi*. (Nach SILVESTRI, BOLIVAR Y PIeltaIN, CAUDELL).

kammer, die von den überstehenden Sternalteilen des 8. Abdominalsegments gebildet wird und in ein aus dem 7. Sternum gebildetes Vestibulum (Vest) versenkt ist (typisch bei den Schaben, Fig. 190b). In ihr liegen auch die stummelförmigen Reste des orthopteroiden Legeapparates. Die obengenannten Anhangsdrüsen (ADr) münden hinter der Geschlechtsöffnung in das Vestibulum. Die Zorapteren zeigen einfachere Verhältnisse, ein Legeapparat fehlt.

Die Hoden sind kamm-, trauben- oder büschelförmig, die Vasa deferentia münden nebst zahlreichen schlauchförmigen Anhangsdrüsen in den unpaaren Ductus ejaculatorius.

Das 9. Sternum des ♂, das als Subgenitalplatte übersteht, trägt griffelförmige Styli, der Penis ist bei den Schaben und Mantiden mit einer Penisdrüse (PDr, Fig. 187a) versehen und aus mehreren, sehr kompliziert gebauten Teilen zusammengesetzt, an denen besonders zahlreiche Klammervorrichtungen auffallen. Einen geteilten Penis haben auch die Zorapteren, während den Termiten äußere männliche Geschlechtsorgane fehlen.

Parthenogenese kommt als Thelytokie z.B. bei der Gewächshausschabe *Pycnoscelus surinamensis* vor. Die **Metamorphose** ist eine einfache Paurometabolie mit allmählicher Entwicklung der imaginalen Merkmale, die Larven haben die gleiche Lebensweise wie die Imagines. Die Termiten zeigen einen ausgesprochenen **Polymorphismus**, eine Kastendifferenzierung in Geschlechtstiere und in normalerweise unfruchtbare Arbeiter und Soldaten, die aus weiblichen wie aus männlichen Larven entstehen können. Die Soldaten zeichnen sich durch besondere Größe des Kopfes und der Mandibeln aus (Fig. 188f, g).

Paraneoptera (Parametabola, Acercaria: Ordnungen 17–21)

Überordnung: Corrodentia (Psocoidea) (Fig. 192–194)

Die hier eingeordneten Formen werden weniger durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale als durch eine gemeinsame Entwicklungstendenz gekennzeichnet. Eine allgemeine

Übereinstimmung zeigen die inneren Geschlechtsorgane, zumal die der Mallophagenmännchen, die ihrerseits in fast allen Merkmalen so sehr mit den anderen Tierläusen übereinstimmen, daß sie als Phthiraptera mit ihnen vereinigt werden.

## 17. Ordnung: Copeognatha (Psocoptera), Staubläuse (Flechtlinge, Rinden- und Bücherläuse) (Fig. 192)

Rund 1600 Arten sind bekannt. Die Ordnung wird in drei Unterordnungen geteilt, von denen die ersten beiden auch als Deloderata zusammengefaßt werden.

1. **Unterordnung: Trogiomorpha** (Atropetae + Psocatropetae) mit den wichtigen Familien Lepidopsocidae, Trogiidae und Psyllipsocidae.

2. **Unterordnung: Troctomorpha** (Amphientometae + Electrotomoidea + Nanopsocetae) mit den wichtigen Familien Amphientomidae, Liposcelidae, Pachytroctidae.

3. **Unterordnung: Psocomorpha** (= Eupsocida, Fig. 192) (Epipsocetae + Caeciliariae + Homilopsocidea + Psocetae) mit den wichtigen Familien Epipsocidae, Caeciliidae, Lachesillidae, Peripsocidae, Elipsocidae, Mesopsocidae und Psocidae.

Die Copeognathen leben in allen Stadien auf Blättern, an Baumstämmen, Zweigen, Felsen, unter Steinen, in Nestern und Häusern (viele Deloderata) von Algen, Schimmelpilzen, Pilzsporen, vielleicht z.T. auch von anderen Pflanzenteilen und von organischem Abfall. Sie sind zum guten Teil wärmeliebend und daher in wärmeren Ländern besonders reich vertreten. Einzelne Arten dringen aber bis in die Arktis und Antarktis vor. In Neubauten werden sie durch Massenauftreten bisweilen sehr lästig, an Getreide und Getreideprodukten mehr durch Verunreinigung als durch Fraß, in Kräutertee, Herbarien und Insektensammlungen auch durch Fraß schädlich.

An Körperlänge erreichen sie selten mehr als 5 mm, die Männchen sind oft deutlich kleiner als die Weibchen; stark sklerotisiert sind in der Regel nur der Kopf und die geflügelten Segmente, die Färbung ist meist graubraun oder gelblich bis olivgrün, dunkle Flecken und flechtenartige Zeichnungen kommen am Rumpf und auf den Flügeln vor. Drüsenhaare, an denen Fremdkörper kleben bleiben, haben die Larven mancher Psocomorpha, Schuppen die Imagines der exotischen Lepidopsocidae und Amphientomidae.

Der Kopf (Fig. 192a, e) ist außer bei *Liposcelis* (wo er prognath ist) orthognath und trägt lange fadenförmige Antennen mit 13 (Psocomorpha, manche Troctomorpha) oder mehr (bis fast 50) Gliedern (Trogiomorpha). Drei Ozellen sind bei geflügelten Tieren vorhanden, eukone Komplexaugen kommen in der Regel auch den ungeflügelten Tieren zu, doch gibt es unter den Troctomorpha Formen, die an ihrer Stelle als Larven (*Liposcelis*) oder auch noch als Imagines (*Embidopsocus*) Einzelaugen (Prosommatidien) haben. Im übrigen ist der Kopf durch einen ungewöhnlich großen, in seinem hinteren Teil als Postclypeus (PCI) stark vorgewölbten Clypeus, ein typisches Tentorium und eigenartig spezialisierte kauende Mundwerkzeuge gekennzeichnet.

Die starken gezähnten, meist etwas asymmetrischen Mandibel haben meist eine fein gerillte Mola (Fig. 192e), die Maxillen tragen fühlerrörmige lange Palpen (Plm, Fig. 192a) und eine weichhäutige Galea (G). Die Lacinia ist meißelförmig, mit der Basis tief in den Kopf versenkt und durch Pro- und Retraktoren beweglich. Der Cardo fehlt oder ist mit dem Stipes verschmolzen. Das Labium ist größtenteils weichhäutig, Labialpalpen (Pll) und Paraglossen sind stummelförmig. Das membranöse Labialvelum ist vorn tief geschlitzt. Die dadurch entstehenden Lappen sind zu einer spitzen Tüte zusammengelegt, worin sich die am Speichelhöhlenboden im Mittelkiel verlaufende, von der Mündung der Labialdrüsen herkommende Rinne nach außen fortsetzt und als Spinnapparat wirkt. Der





Hypopharynx (Fig. 192a) trägt an seiner Rückwand ein Paar ovaler Sklerite, die Zungenschalen; in seinem Inneren verläuft ein gegabelter Chitinschlauch (ChF), der am Boden eines mörserartigen, aus dem Cibarium entstandenen Gebildes entspringt (Larynx, MH in Fig. 192c).

**Darm:** Dieser mörserartige Larynx (Cibarialsklerit), dessen Dach durch mächtige, am Clypeus entspringende Muskeln bewegt wird (m. dil. in Fig. 192e), wirkt als Saugpumpe, wodurch der Speichel bzw. der Spinnstoff aus den Drüsen herausgesaugt wird. Proventriculus und Kropf fehlen; die mit dem Sekret der meist langen (Psocomorpha) ventralen Labialdrüse (LbDr v, Fig. 192e) versetzte Nahrung gelangt durch den schlauchförmigen Ösophagus in den Mitteldarm, der ein weites, einmal gewundenes Rohr bildet. Der Hinterdarm hat ein dehnbares, mit sechs drüsigen Rectalpapillen versehenes Rectum und vier Malpighigefäße. Die zweite, dorsale, bei den Trogiomorpha kleine Labialdrüse (LbDrd) ist eine Spinnndrüse, ihr Sekret dient bei vielen Arten der Herstellung von Decken über den Gelegen und den Wohnplätzen. Seine Aufgabe bei den nicht spinnfähigen Arten ist unbekannt. Die gemeinsame Mündung beider Drüsen liegt in der Speichelhöhle auf der Unterseite des Hypopharynx.

**Thorax:** Die Vorderflügel sind größer als die Hinterflügel und nehmen diese während des Flugs mittels einer aus Hakenhaaren gebildeten, am Nodus gelegenen Bindevorrichtung mit. Die indirekten Flugmuskeln sind dementsprechend im Mesothorax viel stärker als im Metathorax.

Für das Geäder kennzeichnend ist die Rückbildung der Subcosta, die Entstehung falscher Queradern durch Krümmung und Verwachsung von Längsadern (s. rechter Vorderflügel in Fig. 192a), basale Verschmelzung von Radius und Cubitus und schließlich eine bedeutende Verkleinerung des Analfeldes auch im Hinterflügel. Ein verdicktes und pigmentiertes Pterostigma ist bei den Psocomorpha vorhanden; bei den Deloderata ist das Pterostigma wie die übrige Flügelmembran ausgebildet; für die Systematik bedeutsam ist die als Areola postica bezeichnete Cubitalzelle des Vorderflügels. In der Ruhe werden die Flügel bei manchen Troctomorphen flach, sonst dachförmig auf den Hinterleib gelegt, die Hinterflügel stützen sich dabei auf einen Fortsatz des Vorderradius, das «Schloß». Verkürzung oder Schwund der Flügel ist beim ♀ häufig, kommt aber auch bei beiden Geschlechtern vor (*Trogium*, *Liposcelis*).

Die Beine sind lange typische Schreitbeine mit mäßig großen Coxen, mit zwei oder drei Tarsengliedern und zwei Klauen. Die oft zweispitzigen Klauen haben einen Pulvillus, der bei den blattbewohnenden Arten ein verbreitertes Haftorgan darstellt, während er bei den Stammbewohnern borstenförmig ist (Fig. 192d, HH).

Der Prothorax ist bei den geflügelten Formen sehr klein, sein Notum mit den Pleuren verwachsen, bei den flügellosen Formen aber gut entwickelt. Der Größe der Flügel entspricht der Umfang des Meso- und Metathorax, deren Sterna klein, deren Pleuren groß sind und deren Tergalteile auffallend weit vorspringen. In diesen vorspringenden Wölbungen sind die dorsalen Längsmuskeln enthalten, deren laterale Paare (dlm<sub>2</sub>) ungewöhnlich stark sind. Sehr schwach sind im Metathorax die Dorsoventralmuskeln, die direkten Flugmuskeln treten den indirekten gegenüber zurück. Das Metapostnotum (PN<sub>3</sub>) leitet auf das englumige erste Abdominalsegment über.

Das Abdomen ist tonnenförmig, trägt große Analklappen (Ep, Pp) und beim ♀ mehr oder minder deutlich erkennbare, stets aber reduzierte Gonapophysen (Fig. 192e). Beim ♂ kann das Epiproct (dors. Analklappe Ep) Haken bilden, die bei der Kopulation eine Rolle spielen. Die Paraprocte tragen stets eine Trichobothrien-gruppe (Trich.). Beim ♂ kommt ein unpaarer Penis vor, außerdem können paarige Parameren und, an der Subgenitalplatte, Harpagonen entwickelt sein (Fig. 192a,

Harp). Die Hoden sind einfach schlauchförmig (Fig. 192a) oder aus drei Follikeln zusammengesetzt (b), die langen Vasa deferentia (Vd), die zu Ampullen (Am, Fig. 192b) erweitert sein können, münden in ein meist sehr kompliziertes, drüsiges, mehrkammeriges, paarig aufgebautes Organ, den Vesicularapparat, der in den Ductus ejaculatorius ausläuft, nach den wesentlich einfacheren, läuseähnlichen (Fig. 194e) Bauverhältnissen der Trogiiden als Abkömmling von Anhangdrüsen und Vesiculae seminales betrachtet werden muß (Ves, Fig. 192a) und als Bildungsstätte der Spermatophoren dient. Die Ovarien sind büschelförmig, jedes besteht aus 3–5 polytrophen Ovariolen, die Ovidukte münden in eine lange Vagina, die nahe der Mündung ein einfaches Receptaculum (Rec) trägt. Anhangsdrüsen fehlen, die Eier werden meist als Gelege mit Hilfe von Aftersekret auf der Unterlage festgekittet und oft mit Seide übersponnen. Parthenogenese ist häufig (Telytokie), Ovoviviparie und Viviparie sind selten (s. S. 278/279).

Das Tracheensystem hat laterale Längsstämme, aber kaum Querkommissuren; (9–)10 Stigmenpaare sind vorhanden. Das Zentralnervensystem zeigt eine Konzentration aller abdominalen Ganglien (Gg abd) auf das letzte thorakale Ganglion, das Corpus allatum ist unpaar. Das Herz ist auf die vordere Hälfte des Abdomens beschränkt (Psocomorpha, Fig. 192e) oder es liegt (*Lepinotus* u.a. Deloderata) weit hinten im Abdomen und ist ganz kurz wie bei den Tierläusen (Fig. 193b, 194d). Die Aorta zeigt typischen Verlauf und thorakale Dorsalampullen (D.Amp.) (auch bei ungeflügelten Arten).

Die **Metamorphose** ist eine ganz einfache Paurometabolie, sechs Larvenstadien sind die Regel, doch gibt es bei ungeflügelten Arten (*Cerobasis guestfalica*) nur fünf Stadien (Neotenie?). Die Copeognathen reichen bis in das Perm hinab, Phylogenetisch gehören sie mit den Thysanopteren und Hemipteroidea in die Verwandtschaftsreihe der Paraneoptera.

## 18. Ordnung: Phthiraptera, Tierläuse (Fig. 193, 194)

Die Phthiraptera wurden bisher in der Regel in 2 Unterordnungen, die Mallophaga (Federlinge und Haarlinge, Parasiten von Vögeln und Säugetieren) mit über 2600 Arten und die Anoplura (Säugetier- und Menschenläuse) mit rund 400 Arten eingeteilt. Von den Mallophaga wurde als eigene Unterordnung Rhynchophthirina die Haematomyzidae abgetrennt und schließlich werden jetzt die Mallophaga in zwei selbständige Unterordnungen zerlegt. Man unterscheidet also vier Unterordnungen.

1. **Unterordnung: Amblycera** mit den auf Säugetieren parasitierenden Familien Gliricolidae, Gyropidae und den Vogelparasiten Menoponidae, Laemobothriidae und Ricinidae.

2. **Unterordnung: Ischnocera** mit den Säugetierparasiten Dasyonygidae, Bovicolidae, Trichodectidae und den Vogelparasiten Philopteridae und Trichophilopteridae.

3. **Unterordnung: Rhynchophthirina** mit der einzigen Art *Haematomyzus elephantis* (Elefantenlaus, Fig. 194a).

4. **Unterfamilie: Anoplura** (= Siphunculata) mit den Familien Pediculidae (Menschen- und Affenläuse, Fig. 238b), Haematopinidae, Hoplopleuridae, Linognathidae und den auf Robben lebenden Echinophthiridae.

Die ausnahmslos ektoparasitischen Tierläuse haben sich wohl aus copeognathenähnlichen Nestbewohnern entwickelt, es handelt sich durchweg um winzige bis kleine, stets flügellose und abgeplattete, meist gedrunen gebaute, seltener (manche Mallophagen) stabförmige Arten, die farblos bis gelbbraun und mit sehr druckfester, drüsenarmer Kutikula versehen sind. Die Anopluren und *Haematomyzus* leben als Blutsauger an Säugetieren, die Mallophagen zum geringeren Teil im Fell von Säugern vom Sekret der Talgdrüsen und vielleicht von Hautschüppchen, die meisten Arten im Gefieder von Vögeln, aber mit einigen Aus-

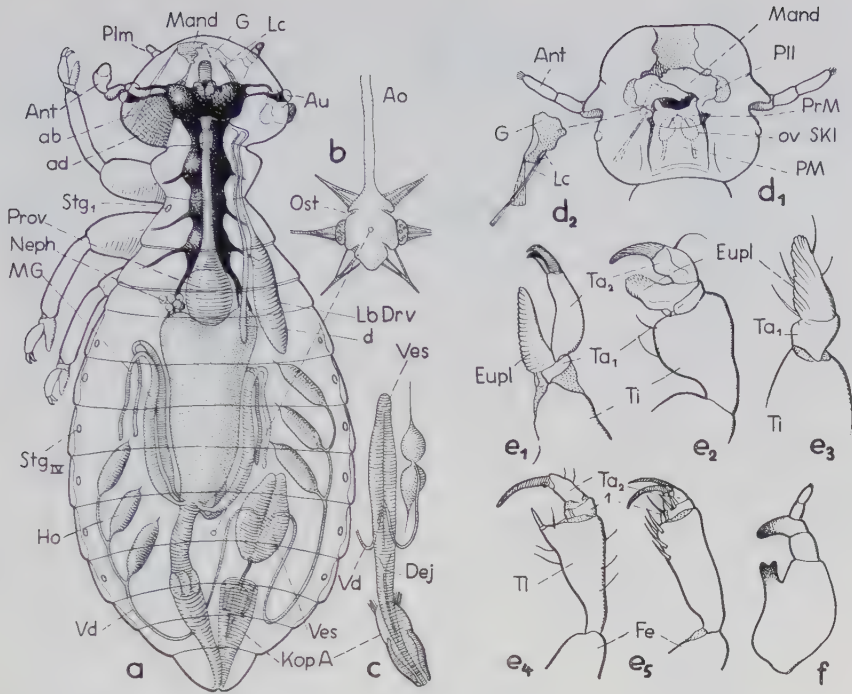


Fig. 193: Phthiraptera: Mallophaga.

a Bauplan eines Amblyceren-♂, Dorsalansicht; Darm, Nervensystem (schwarz), Geschlechtsorgane und rechte Labialdrüsen, linke Nephrozytengruppe und Mandibel mit Muskeln, sowie rechte Maxille in den Körperumriß eingetragen. b Zugehöriges Rückengefäß. c Geschlechtsorgane eines Ischnoceren-♂. d<sub>1</sub> Ventralansicht des Kopfs einer Ischnocere (*Bovicola*). (Nach H. RISLER vereinfacht). Hypopharynx und (links) Maxille eingezeichnet. d<sub>2</sub> die Maxille stärker vergrößert. e<sub>1-3</sub> Vorderbeine dreier Säugetieramblyceren, e<sub>1</sub> *Trimenopon*, e<sub>2</sub> *Gyropus*, e<sub>3</sub> *Gliricola*, alle vom Meerschweinchen, e<sub>4</sub> Vorderbein einer Säugetierischnocere (*Bovicola*) und e<sub>5</sub> einer Vogelischnocere (*Columbicola*), (e<sub>1-5</sub> nach CHARLOTTE MAYER). f Greifantenne des ♂ von *Goniodes* (Nach MEISENHEIMER). Abkürzungen s. Figur 194 und S. IX-XI.

nahmen (*Ricinus*, *Eomenacanthus*) nicht von Blut, sondern von Hornteilchen der Federn und der Haut. Unter den Amblyceren und den Ischnoceren gibt es Säuger- und Vogelparasiten.

Kopf: Die Mallophagen und Anopluren unterscheiden sich in erster Linie im Bau der Mundteile:

Die **Mallophagen** haben kauende Mundwerkzeuge (Fig. 193a, d) die allerdings manche Besonderheiten zeigen. Sie gleichen denen der Copeognathen im Bau des Hypopharynx, der meist ausgeprägte ovale Sklerite und stets ein gegabeltes Chitinröhrchen (Ischnocera: Trichodectidae, Goniadini) oder gegabelten Chitinfaden (ChF) (Amblycera: *Trimenopon*) zeigt, im Bau des Cibariums, des Larynx und in der starken Rückbildung der Anhänge des Labiums, von denen nur die Palpen deutlich erkennbar bleiben (Pll). Die Maxillen haben nur bei den Amblycera Palpen (Plm, Fig. 193a), eine Galea (G) ist stets vorhanden und wie bei den Copeognathen in die Höhlung der Mandibel eingepaßt, stets ist auch ein meißelförmiges, aber sehr zartes, versenktes Homologon der Lacinia



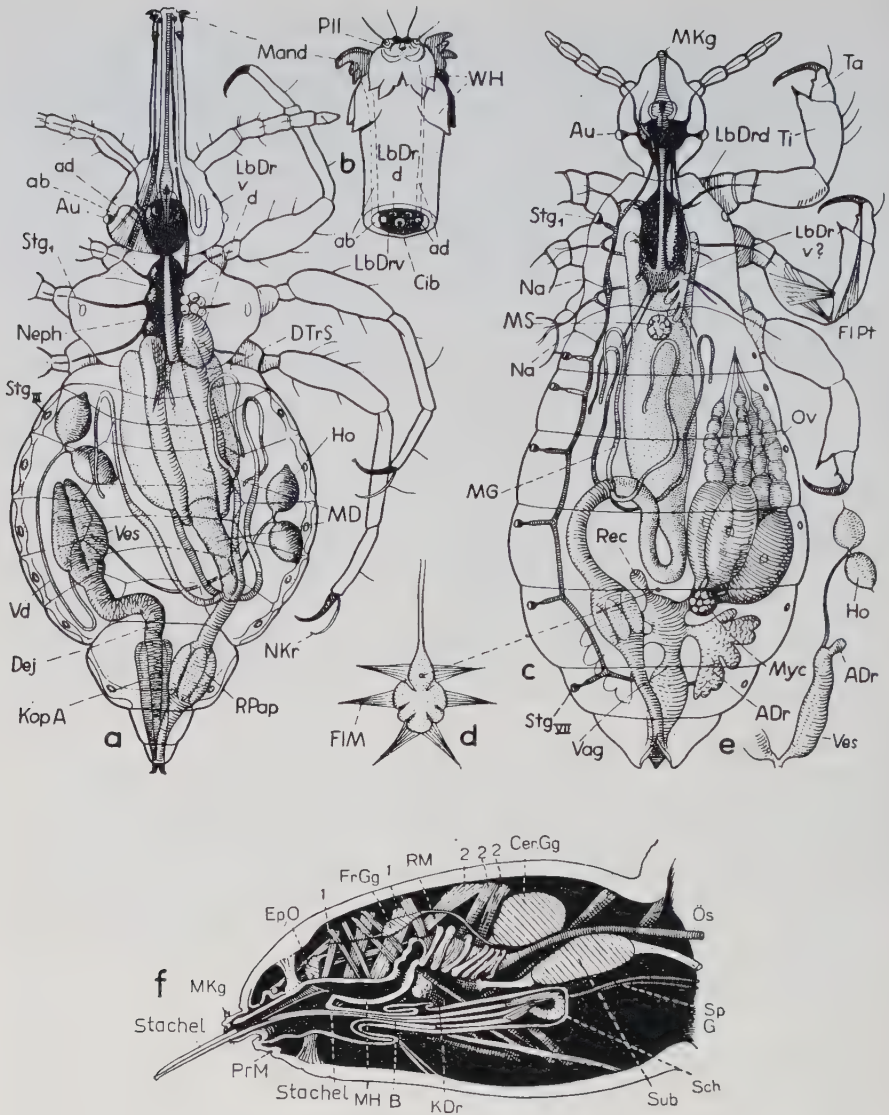


Fig. 194: Phthiraptera: Rhynchophthirina und Anoplura.

**a** Rhynchophthirinen- (*Haematomyzus*-)♂, Darstellung wie in Fig. 193a, aber rechte Nephrozytengruppe eingezeichnet. **b** Spitze des Rostrums, Ventralansicht, stärker vergrößert. **c** Bauplan eines Anopluren- (*Pediculus*-)♀, Darstellung wie in Fig. 193a, aber Ovar (Ov, nur rechts), Myzetome und Hauptstämme des Tracheensystems (links) eingezeichnet. **d** zugehöriges Rückengefäß. **e** innerer männlicher Geschlechtsapparat einer Anoplure. **c-e** (Nach NUTTAL u. KEILIN, HASE, MARTINI, BUXTON u.a. kombiniert). **f** *Pediculus*, rechte Hälfte des Kopfes mit vorgestrecktem Rüssel. (Nach SIKORA verändert aus WEBER). ab, ad = Ab-, Adduktor der Mandibel, ADr = Anhangsdrüse, Ant = Antenne, Ao = Aorta, Au = Auge, B = Boden der Speichelhöhle, CerGg = Cerebralganglion, Cib = Cibarium,

Fortsetzung auf nebenstehende Seite

erhalten (Fig. 193 d<sub>2</sub>). Die meist etwas asymmetrisch gebauten Mandibeln sind an dem der Achsenstellung nach prognathen Kopf durch eine bei den Ischnoceren besonders starke Vorwölbung des Clypeolabrum auf die Ventralseite gerückt, haben aber nur bei den Amblycera die typische horizontale Schwenkbarkeit (Fig. 193 a), bei den Ischnocera sind sie, wie Fig. 193 d zeigt, vertikal beweglich, also in der Wirkung (sekundär) orthognath. Das Tentorium ist auf verschiedene Weise reduziert, es kann im ganzen schwach, aber sonst vollständig sein (*Trimenopon*) oder es kann die Querverbindung, das Corpotentorium, fehlen (*Laemobothrium*) oder schließlich die Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Armen (*Bovicola*). Das Hinterhaupt ist durch eine Gula verschlossen, doch ist diese bei den Ischnocera meist (sekundär) membranisiert. Der Vorderkopf besteht bei den Ischnocera ventral größtenteils aus Polstermembranen (S. 20), die das Wirtshaar umfassen (Fig. 193 d<sub>1</sub>) oder an den Federn haften können.

Bei der **Elefantenlaus** sitzen die atypisch kauenden Mundwerkzeuge auf der Spitze des zum Rostrum verlängerten Vorderkopfes und bilden mit diesem zusammen einen durchaus eigenartigen Stechsaugapparat (Fig. 194 a, b). Von dem Labrum, den Maxillen, dem Hypopharynx und dem Labium sind nur geringe Reste vorhanden, die Mandibeln haben lateral gerichtete Zähne und bewirken zusammen mit Widerhaken, die an der Spitze des Rostrums verteilt sind, dessen völlige Versenkung in die Wirtshaut. Dabei arbeiten die Mandibeln synchron, gewissermaßen grabend wie Maulwurfspaten, also lateralwärts, auseinander, nicht medialwärts, gegeneinander, wie das sonst die Regel ist. Ihre Abduktoren (ab) sind denn auch im Gegensatz zu den in dieser Hinsicht typisch kauenden Mallophagen (Fig. 193 a) sehr viel stärker als die Adduktoren. Ein zum Cibarium gehöriges Rohr (Cib) durchsetzt das Rostrum und erweitert sich innerhalb der Kopfkapsel zu einer Cibarialpumpe, die, ebenso wie die Pharynxpumpe, den entsprechenden Teilen der Anopluren (Fig. 194 f) vollkommen gleicht. Vom Tentorium sind nur noch Reste der hinteren Arme vorhanden, das Hinterhaupt ist verschlossen.

An der Kopfkapsel der **Anoplura** ist die Unterlippe über die stark rückgebildeten Mandibeln und Maxillen hinweg mit dem pleuro- und hypostomalen Rand der Kopfkapsel zu einem Mundkegel (Fig. 194 f, Mkg) verschmolzen. Nur ein kleines gliedmaßenloses Prämentum (PrM) ist frei beweglich geblieben. Die Mundgliedmaßen artikulieren dadurch innerhalb der Kopfkapsel, sind also eigentlich entotroph. Wie das Labium haben auch die Maxillen keine Taster. Im Mundvorraum liegt die zu einem Haustellum zusammengerollte Oberlippe, die die Spitzenteile der Mandibeln, Galeae und des Stachels umfaßt. Die weichen Galeae füllen den größten Teil des Mundvorraumes aus. Ihre dorsalen Rinnen vermitteln die Verbindung mit der Mundhöhle (MH). Der Stachel wird von 2 Paar Chitinstäben gebildet, deren kolbenförmigen Enden im hinteren Teil des Kopfes in der Salivariumfalte,

---

Dej = Ductus ejaculatorius, DTrS = Darmtracheenschlauch, EpO = epipharyngeales Sinnes- (Geschmacks)organ, Eupl = Euplantula (Sohlenbläschen), Fe = Femur, FlM = Flügelmuskel des Herzens, FlPt = Flexor praetarsi, FrGg = Frontalganglion, G = Galea, Ho = Hoden, KDr = Kopfspeicheldrüse, KopA = Kopulationsapparat, LbDr d, v = dorsale ventrale Labialdrüse, Lc = Lacinia, Mand = Mandibel, MD = Mitteldarm, MG = Malpighigefäß, MH = Mundhöhle, darunter der Hypopharynx, MKg = Mundkegel, MS = Magenscheibe (Mycetom), Myc = rechtes Ovarialmycetom, Na = Stigmennarbe (verschlossenes Stigma), Neph = thorakale Nephrozytengruppe, NKr = Nebenkralle, ovSkl = ovales Sklerit, Ös = Ösophagus, Ost = Ostium des Herzens, Palpus labialis, Plm = Palpus maxillaris, PM = Postmentum, PrM = Praementum, Prov = Proventriculus, Rec = Receptaculum seminis, RM = Ringmuskel, Sch = Salvarium, SpG = Speichelgang, Stg = Stigma, Ta<sub>1,2</sub> = 1., 2. Tarsalglied, Ti = Tibia, Vd = Vas deferens, Ves = Vesicula seminalis bzw. Vesicularapparat, WH = Widerhaken.

der ventralen Wand des Hypopharynx, liegen. In der Mitte der Speichelhöhle tritt er aus dem Salvarium heraus, schwebt in ihrem vorderen Teil frei, bis ihn die Galeae zwischen sich nehmen und ihm einen festen Halt geben.

Er ist an der Spitze zangenförmig oder vierteilig und trägt die Mündung der Speichelkapillare. Bei der Nahrungsaufnahme wird das Haustellum, das mit Haken ausgerüstet sein kann, tief in die Haarbalgrube des Wirtstieres versenkt. Dann wird der Stachel vorgeschneit und in die Haut gestochen. Er erschließt dadurch die Blutquelle. Darauf zieht er sich aber sofort wieder zurück und gibt so den eine Rinne bildenden Mandibeln den Zugang zur Wunde frei. Sie nehmen das Blut auf und leiten es durch die Saugrinnen der Galeae in die Mundhöhle weiter, deren Hinterende das Cibarium und den Mundspalt trägt, hinter dem der Ösophagus mit der Schlucktasche liegt. Durch ihre Dilatoren (1, 2) erfolgt das Ansaugen und durch ihren Ringmuskel (RM) das Abschlucken des Blutes. Die Hypopharynxspitze dringt zwischen die Galeae dicht unterhalb der Galearinnen und sperrt den hier zwischen diesen offenen Zugang zur Speichelhöhle, durch den ja der Stachel dringen muß, ab. Bei den Anopluren bleibt also nicht wie bei den Hemipteren der Stachel während des Saugaktes in der Wunde.

Ein Tentorium fehlt meistens, bei Arten mit wenig reduzierten Mandibeln (z.B. Erdferkellaus *Hybophthirus notophallus*) sind seine vorderen Arme vorhanden; das Hinterhaupt ist verschlossen.

Die Antennen sind bei den Anopluren und der Elefantenlaus fünfgliedrig und wohlentwickelt, bei den Amblycera viergliedrig, kurz, keulenförmig und in ventralen Gruben verborgen (Fig. 193a), bei den Ischnocera drei- bis fünfgliedrig (Fig. 193d<sub>1</sub>) und  $\pm$  sexualdimorph, im extremen Fall beim ♂ zu ausgesprochenen Greifantennen umgewandelt (Fig. 193f). Ozellen fehlen stets, laterale, von Komplexaugen abgeleitete, bei den Mallophagen noch aus zwei Prosommatidien (S. 331) aufgebaute Einzelaugen sind die Regel, können aber auch fehlen.

Die Mallophagen haben dorsale und ventrale Labialdrüsen mit gemeinsamer Mündung, die denen der Copeognathen morphologisch vollkommen entsprechen (Fig. 193a, LbDr d, v). Bei *Haematomyzus* liegt eine paarige große bohnenförmige Drüse im Thorax und mündet ventral (unpaar) an der Kopfspitze aus, die kleinere, schlauchförmige Drüse (v), die im Kopf liegt, mündet lateral in die Präoralhöhle. Wahrscheinlich entsprechen diese beiden Drüsen einerseits den gleichbezeichneten der Mallophagen, andererseits denen der Anopluren, die im Thorax liegen (Fig. 194c) und in die Basis der Stachelscheide münden (Fig. 194f). Ihr Sekret ergießt sich durch das Speichelrohr in die Stichwunde und bewirkt die Rötung und Quaddelbildung der Wirtshaut.

Der Darm beginnt bei den Anopluren und *Haematomyzus* (Fig. 194a, c) mit einem röhrenförmigen, nur bei der Anoplurengattung *Haematopinus* zu einem äußerlich nicht vom Mitteldarm abgesetzten Kropf erweiterten Vorderdarm. Einen langen blindsackförmigen Kropf haben die Ischnoceren, einen einfachen, mit einer Reihe messerförmiger Zähne ausgestatteten Proventriculus die Amblycera (Fig. 193a). Der Mitteldarm ist vorn in zwei laterale Caeca ausgezogen, sein vorderer Abschnitt bildet, besonders deutlich bei *Haematomyzus*, einen magenartigen, bei den Blutsaugern sehr dehnungsfähigen Sack, der hintere Abschnitt ist mehr oder weniger röhrenförmig. Vier Malpighigefäße sind durchweg vorhanden, der röhrenförmige Hinterdarm ist mit einem Kranz von sechs Rectalpapillen versehen.

In der völligen Flügellosigkeit aller Tierläuse, der entsprechend geringen Größe des Thorax, in der wenigstens bei der Elefantenlaus und den Anopluren vollkommenen Verschmelzung der Thoraxsegmente und im Bau der Beine prägt sich die ektoparasitische Lebensweise am stärksten aus.



Bei den Amblycera sind noch drei selbständige Thoraxsegmente vorhanden, doch sind besonders die beiden ersten stark abgeleitet. Dem Prothorax gestatten die großen Membranflächen, die ihn dorsal und lateral mit dem stark eingesenkten Skleritring des Mesothorax verbinden, eine hohe Beweglichkeit, die den meist auf der Haut, selten auf Haaren oder Federn des Wirts herumrennenden Parasiten ein rasches Entfliehen bei Gefahr erlauben. Der Tarsus ist – wie der aller Mallophagen – zweigliedrig. Das erste Tarsenglied trägt eine große Euplantula (Eupl). Der Praetarsus ist mit zwei Krallen versehen, deren jede einen Unguitraktor hat, so daß die Krallen gespreizt werden können (Fig. 193e.). Die das Wirtshaar umklammernden Mittel- und Hinterbeine von *Gyropus* entbehren der Krallen ganz, während die Vorderbeine, auf die sich das Tier mit dem Kopf nach unten aufstützt, noch eine Kralle behalten haben (e<sub>3</sub>). Bei anderen Arten, die an einzelnen Haaren hochklettern, aber besonders winzig sind, ist nur noch das basale Tarsenglied mit der als Haftapparat wirkenden Euplantula vorhanden (e<sub>3</sub>).

Bei den Ischnocera ist die Verschmelzung der Thoraxsegmente weiter getrieben. Der Mesothorax ist auf der Dorsalseite mit dem Metathorax, in der Pleural- und Sternalregion mit dem Prothorax verschmolzen und daher viel starrer als der der Amblyceren. Dafür verfügen die Ischnoceren über einen sehr wirksamen Klammerapparat an ihren Bein- spitzen: Säugerischnoceren haben 1 Kralle, Vogelischnoceren 2 Krallen, die gegen die Borsten der Tibia eingeschlagen werden können.

Bei den Anoplura ist der Tarsus nur eingliedrig, und der Daumenfortsatz der Tibia ist meist deutlicher als bei den Mallophagen (Fig. 238b). Die Klammerbeine von Ischnoceren und Anopluren sind zum Laufen weniger geeignet als zum Klettern im Haardickicht, während die langen Beine der Elefantenlaus mit den langen, nicht stark einschlagbaren Krallen und den Nebenkralen (NKr, Fig. 194a) an Mittel- und Hinterbeinen zum Laufen und Klettern auf der rauen Haut des Wirtstiers sich gleich gut eignen.

Das Abdomen ist an der Basis nur bei *Haematomyzus* dem Thorax gegenüber verengt; es ist meist gedrunken gebaut und deutlich gegliedert. Ein typischer Legeapparat fehlt, männliche äußere Geschlechtsorgane (Penis und, soweit bekannt, Parameren) sind als Bestandteile des in der Ruhe in einer Scheide verborgenen Kopulationsapparates (KopA, Fig. 193a, c, 194a) regelmäßig entwickelt.

Die Hoden bestehen bei den meisten Amblycera aus jederseits drei länglichen (Fig. 194a), sonst stets aus je zwei birnförmigen Follikeln (193c, 194a, e). Sie sitzen an dünnen Vasa deferentia (Vd), die sich bei den Anopluren zu paarigen Vesiculae (Ves, mit Anhangsdrüsen ADr) erweitern, ehe sie in den unpaaren Ductus ejaculatorius münden (193e). Dieses Verhalten wirft Licht auf die Morphologie des kompliziert gebauten, zweilappigen Vesicularapparats, der sich bei allen anderen Tierläusen (193a, c, 194a) wie bei den abgeleiteten Copeognathen (Fig. 192a) findet. Er ist anscheinend durch basale Verschmelzung der erweiterten Endteile der Vasa, also aus paarigen, mit Anhangsdrüsen versehenen Vesiculae entstanden. Die büschelförmigen Ovarien (h) bestehen bei den Amblycera und Ischnocera aus je fünf polytrophen Eiröhren. Die Ovidukte münden in eine geräumige Vagina, mit gestieltem Receptaculum und umfangreichen gelappten Anhangsdrüsen (ADr), mit deren Sekret die in Abständen einzeln produzierten Eier an den Haaren oder Federn des Wirts befestigt werden.

Das Tracheensystem hat nur laterale Längsstämme, je eine Kommissur kommt in der Regel im Kopf, in den drei Thoraxsegmenten und am Hinterende vor (Fig. 194c). An Stelle des 2. thorakalen und des 1. abdominalen Stigmas finden sich Stigmennarben (Na), im übrigen liegen am Abdomen sechs Paar offene, bei manchen Mallophagen fünf Paar offene Stigmen, letztere am 2.-7. oder 3-8. Segment. Nur bei der Ischnocere *Esthiopterum* gibt es eine annähernd vollständige Stigmenausstattung (2 thorakale und 7 larvale bzw. 6 imaginale abdominale Paare). Bei der Elefantenlaus liegen dem Mitteldarm lange, dünnwandige Darmtracheenschläuche (Fig. 194a, DTrS) an, die umgebildete Tracheen darzustellen scheinen, einerseits mit dem Tracheenlumen in offener Verbindung stehen und andererseits

blind enden. Das **Herz** liegt weit hinten im Abdomen (s. Fig. 193b, 194d), hat zwei bis drei Ostien- und drei Flügelmuskelpaare und läuft in eine ungewöhnlich erweiterungsfähige Aorta aus, die bis in den Kopf reicht. Ovarialmyzetome finden sich bei den meisten Ischnocera, den Anopluren (Fig. 194c, Myc) und bei *Haematomyzus*; außerdem kommen in oder an der Darmwand (Fig. 194c, MS) und im Fettkörper Myzetozyten vor. Eigenartige **Nephrozyten** sind in der Leibeshöhle verteilt. Das **Nervensystem** ist noch stärker konzentriert als bei den Copeognathen; die drei Thorakalganglien, deren letztes alle abdominalen mit enthält, liegen ganz eng zusammen, erkennbare Konnektive sind nur zwischen dem 1. thorakalen und dem Subösophagealganglion ausgebildet, das sich besonders bei *Haematomyzus*, im Verhältnis zu dem nach rückwärts geklappten Cerebralganglion, weit nach vorn erstreckt.

Die **Metamorphose** ist eine Paurometabolie und nähert sich sekundär einer direkten Entwicklung, da die Flügel als imaginale Merkmale wegfallen. Die Zahl der Häutungen ist denn auch gering (drei). Parthenogenese kommt nur selten vor (S. 274).

Die Evolution der Gruppe hat sich in der Regel parallel zu der der Wirtstiere vollzogen. Das ursprüngliche ist wohl der Parasitismus an Vögeln, der Übergang zum Parasitismus an Säugetieren geschah unabhängig bei den Amblyceren und den Ischnoceren. Die Ischnoceren stehen den Anopluren näher als die Amblyceren, die Verwandtschaftsbeziehungen von *Haematomyzus* bedürfen noch weiterer Prüfung.

Überordnung: Thysanopteroidea

## 19. Ordnung: Thysanoptera (Physapoda), Fransenflügler (Blasenfüße, Thripse) (Fig. 195)

Die etwa 4000 bisher beschriebenen Arten werden zwei Unterordnungen zugeteilt.

1. **Unterordnung: Terebrantia** (Fig. 195) mit 5 Familien (Acolothripidae, Heterothripidae, Thripidae, Uzelothripidae und Merothripidae).

2. **Unterordnung: Tubulifera** mit der einzigen Familie Phlaeothripidae.

Die Thysanopteren, die schon im Perm nachgewiesen und trotz mancher Anklänge an die Orthopteroiden (Thoraxbau) und die Hemipteroiden (Mundwerkzeuge) keiner anderen Überordnung angegliedert werden können, bestehen aus durchweg kleinen bis winzigen, aber verhältnismäßig kräftig sklerotisierten, schlanken, depressen Tierchen, die meist gelb, braun, rot oder schwarz gefärbt sind (s. S. 26) und in der Regel als Pflanzensauger, seltener von Pilzsporen oder als Räuber von kleinen Blattläusen oder Milben leben.

Der **Kopf** ist hypognath, die Kopfkapsel, die keine Nähte zeigt und deren Tentorium bis auf winzige Reste der Vorderarme (Fig. 195c, Ttv) geschwunden ist, ist nach vorn erweitert und trägt an der Vorderkante die einander genäherten sechs- bis neungliedrigen Antennen (Fig. 128a). An den Vorderecken der Kopfkapsel liegen die vorgewölbten Komplexaugen, die bei den Terebrantien akon, bei den Tubuliferen eukon sind und zu denen gewöhnlich drei dorsal gelegene Ozellen kommen.

Die Mundwerkzeuge sind stechend-saugend, die Mandibel und die Lacinien der Maxillen versinken während der Keimesentwicklung, ähnlich wie die Lacinia der Copeognathen, im Inneren des Kopfes, eine (die rechte) Mandibel wird mehr oder minder stark reduziert, die andere wird zu einer spitzen, durch Pro- und Retraktoren beweglichen Stechborste. Die beiden Lacinien sind durch ein aus der Cardo hervorgegangenes Basalstück beweglich mit dem Stipes (Terebrantien, Fig. 195) oder der Kopfkapsel verbunden.

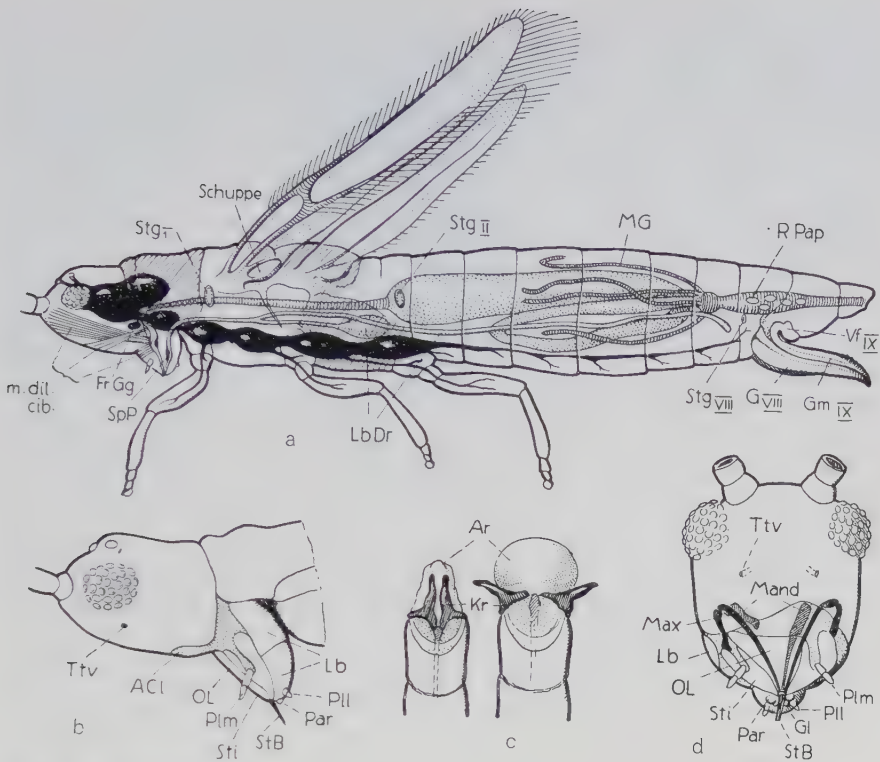


Fig. 195: Thysanoptera.

a Bauplan eines Terebrantien-♀, Seitenansicht, Pro- und Metathorax schraffiert, Darm, Labialdrüsen (LbDr) und Nervensystem (schwarz) eingezeichnet, Flügel kürzer als in Wirklichkeit. b Kopf desselben stärker vergrößert. c ebenso, aber Ventralansicht, Stechborsten eingezeichnet. d Beispitze mit eingefaltetem und ausgebreiteten Pulvillus (Ar). Abkürzungen im Text und auf S. IX–XI.

Sie stellen gewöhnlich Stechborsten dar und legen sich zum Saugrohr zusammen, durch das der Nahrungssaft zur Cibarialpumpe emporsteigt. Nur bei manchen Tubuliferen sind sie als rechenartige Gebilde entwickelt, die zum Herbeischaffen von Pilzsporen dienen.

Die Stechborsten werden von dem Mundkegel umhüllt, der wie sie asymmetrisch ausgebildet ist und ventral an den Hinterrand der Kopfkapsel sich anschließt (Fig. 195b und c). Er besteht aus der Oberlippe (OL), den Stipites der Maxillen (Sti), die kurze Maxillarpalpen (Plm) tragen, und dem Labium (Lb), das mit winzigen Glossen (Gl), Paraglossen (Par) und Palpen (PII) ausgestattet ist.

Unter den Thoraxsegmenten ist keines besonders stark entwickelt, die Pleural- und Sternalteile sind im Prothorax verhältnismäßig schwach.

Die Beine sind Schreit- und Haftbeine, der zweigliedrige Tarsus trägt zwei stumpfe Krallen (Kr) und einen mächtigen Pulvillus, einen faltbaren Lappen, der im Ruhezustand lateral becherförmig aussieht. Es handelt sich dabei nicht um eine durch Blutdruck ausstülpbare Blase, wie man früher glaubte und im Namen Blasenfüßer zum Ausdruck kommt. (Ar, Fig. 195d). Die Flügel sind ungewöhnlich schmal, mit spärlichen Adern versehen, die



sich nicht auf das Schema zurückführen lassen, sie zeigen häufig ein kleines, dreieckiges Analfeld, die «Schuppe» und werden in der Ruhe flach auf den Hinterleib gelegt. Mindestens die Vorderflügel, die größer und wenigstens bei den Terebrantien derber als die Hinterflügel sind, haben eine lange fransenartige Behaarung an den Rändern, die im Flug die Tragfläche vergrößert. Viele Arten entschließen sich schwer zum Flug; Reduktion der Flügel ist besonders bei den ♀♀ häufig, die auch durch plumperen Bau von den ♂♂ abstechen.

Der **Hinterleib** ist an der Basis nur bei den Tubuliferen verengt, er ist, wie der ganze Rumpf, etwas abgeflacht und läuft nach hinten spitz zu.

Im Innern des Mundkegels liegt die **Cibarialpumpe**, deren hinterer Teil, mit dem Vorderpharynx zu einer Einheit verbunden, durch besonders kräftige Dilatatoren (m dil, Fig. 169 a) zur Ausübung einer hochgradigen Saugwirkung befähigt ist. Kropf und Proventriculus fehlen, der anhanglose **Mitteldarm** liegt in einer Schleife, der Hinterdarm nimmt vier Malpighigefäße (MG) auf und enthält mehrere kompakte Rectalpapillen. Der After liegt auf der Spitze des (10.) Endsegments, das bei den Tubuliferen röhrenförmig ist. Die **Labialdrüsen** (LbDr) bestehen aus zwei Lappen, deren einer schlauchförmig ist und bei den Terebrantien bis zum Hinterdarm reicht (Fig. 195 a). Sie münden durch einen gemeinsamen Gang in das zu einer Speichelpumpe (SpP) umgebildete, in dem nicht verlängerten Hypopharynx gelegene Salivarium. Das **Nervensystem** zeigt eine Konzentration aller Abdominalganglien in einen Knoten und eine enge Verbindung zwischen dem Subösophageal- und dem 1. thorakalen Ganglion (Fig. 195 a). Das **Herz** ist sehr kurz, liegt im 8. Segment und läuft nach vorn in eine Aorta aus. Das **Tracheensystem** zeigt laterale Längsstämme und wenige Kommissuren. Bei den Terebrantien sind drei, bei den Tubuliferen vier Stigmenpaare vorhanden, von denen eines bzw. zwei am Thorax, die beiden anderen basal und am Ende des Abdomens liegen (2. und 8. abd. Stigma, das erstere aufs 1. Abdominalsegment verschoben).

Die **Ovarien** bestehen aus je vier kurzen panoistischen Ovariolen, ein langstieliges Receptaculum und Anhangsdrüsen sind vorhanden. Die Terebrantien haben ihren Namen daher, daß ihre Weibchen einen orthopteroiden, aus zwei Paaren von säbelförmigen, gezähnten Anhängen bestehenden Legebohrer besitzen, die laterale Gonapophyse des 9. Segments ist nicht entwickelt (Fig. 195 a). Bei den Tubuliferen dagegen mündet die Vagina ohne Legevorrichtung ventral vor der Basis des röhrenförmigen Endsegments. Auch den ♂♂ der Tubuliferen fehlen äußere Geschlechtsorgane, als Kopulationsorgan dient der ausstülpbare Ductus ejaculatorius. Die Terebrantien-♂♂ dagegen haben einen säbelförmigen Penis, der in einer Genitalkammer wurzelt. Die Hoden sind einfach oval, ein oder zwei Paare großer Anhangsdrüsen münden zwischen den kurzen Vasa deferentia in den Ductus ejaculatorius.

Die **Metamorphose** ist eine Remetabolie (Fig. 128 a). Parthenogenese (vor allem Thelytokie, s. S. 274) ist nicht selten.

Überordnung: Hemipteroidea (Hemiptera, Rhynchotha), Schnabelkefe

## 20. Ordnung: Peloriidiina (Coleorrhyncha) (Fig. 196)

Hierher gehört die einzige Familie Peloriidiidae mit nur 20 Arten, altertümlichen alpinen Reliktformen der antarktischen Fauna zwischen 55° und 44° südlicher Breite in Südargentinien (Feuerland, Anden bis in 2700 m Höhe), Neu-Seeland, Tasmanien und Süd-Queensland. Sie beanspruchen hohe Luftfeuchte und saugen an wassergesättigtem Moos und Lebermoos vorwiegend im *Nothofagus*-Wald. Ihr Kopf besitzt seitlich vorragende, kugelige Augen und davor zwei große ovale Zellen (Areola). Der Prothorax setzt sich seitlich in dünne, aus einer Hautfalte bestehende, membranartige Lappen fort, in die an Flügeladern erinnernde Tracheenäste hineinziehen. Sie sind wie die Flügelanlagen ihrer flachen Larven durch eine dorsale und ventrale Naht vom Körperstamm abgetrennt. Es handelt sich dabei vielleicht um den Flügeln homologe Paranota, wie sie auch bei den karbonischen Eupalaeodictyoptera (z.B. *Stilbocrocis heeri*, Fig. 164) vorkommen. Das Geäder der Vorderflügel

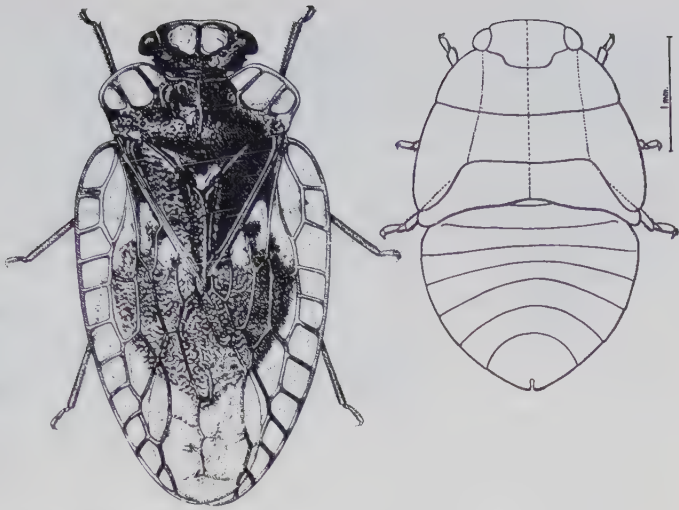


Fig. 196: Coleorhyncha. *Peloridium hammoniorum*, macropteres Männchen (Länge 4,7 mm) und 5. Larvenstadium. Feuerland. (Nach CHINA 1962).

besteht aus verhältnismäßig weitlumigen Röhren und weicht in seinem Verlauf von dem aller übrigen rezenten Hemiptera stark ab. Die Hinterflügel sind nur bei der größten Art, *Peloridium hammoniorum* (Feuerland) (Fig. 196) ausgebildet, bei allen übrigen Arten sind sie reduziert. Ovipositor mit drei Paar Valven. Die Stellung der Gruppe ist noch umstritten. Ihre Auffassung als Familie der Heteroptera ist wahrscheinlich falsch. Auch ihre Deutung als Schwestergruppe der Heteroptera und ihre Einordnung als Unterordnung in die Homoptera sind nicht zwingend. Vielleicht handelt es sich um einen eigenen Seitenzweig der Vorfahren aller Hemiptera.

## 21. Ordnung: Heteroptera, Wanzen (Fig. 197, 198, 199a-c, 205–210)

Von dieser Ordnung sind rund 40000 Arten beschrieben, die nach Lebensweise und Körperbau zwei leicht unterscheidbaren Gruppen zugeteilt werden können:

1. Unterordnung: Geocorisae (= Gymnocerata), **Landwanzen** (Fig. 197), deren Fühler in der Regel länger als der Kopf sind (Ausnahme nur bei augenlosen, auf Fledermäusen parasitisch lebenden Polycetenidae, Fig. 238 a, und termitophilen Termitaphididae). Sie werden heute vielfach in 3 (bis 8) der 2. Unterordnung gleichwertigen Gruppen aufgelöst, und zwar in die Amphibiocorisae mit den Familien Hebridae, Hydrometridae, Mesoveliidae, Veliidae und Gerridae, die auf dem Wasser (Wasserläufer) und in der Nähe des Wassers leben, Cimicomorpha mit 17 Familien, darunter Tingidae, Phymatidae (Fig. 198, 208c-e), Reduviidae (Raubwanzen, Fig. 208 a, b, 209 b, 276), Nabidae (Sichelwanzen), Cimicidae (Bettwanzen), Polycetenidae (Fledermauswanzen, Fig. 238 a), Anthocoridae, Miridae (= Capsidae, Blindwanzen, Fig. 165 c) und Dipsocoridae, Pentatomorpha mit 26 Familien darunter Saldidae, Aradidae (Rindenwanzen), Termitaphididae, Lygaeidae, Pyrrhocoridae (Feuerwanzen, Fig. 165 a) Coreidae (Leder- oder Randwanzen, Fig. 165 b, 209 a), Plataspidae (Buckelwanzen, Fig. 205 a, 206 a), Cydnidae (Erdwanzen, Fig. 167), Scutelleridae (Schildwanzen) und Pentatomidae (Baumwanzen, Fig. 206 b, c).

2. Unterordnung: Hydrocorisae (= Cryptocerata), **Wasserwanzen** (Fig. 199 a-c), deren Antennen kürzer als der Kopf und unter oder hinter den Augen verborgen sind, mit 10 Familien, darunter Naucoridae (Schwimmwanzen), Belostomatidae, Nepidae (Wasserskorpione, Fig. 210 c, 199 a), Notonectidae (Rückenschwimmer) und Corixidae (Ruderwanzen, Fig. 199 c).

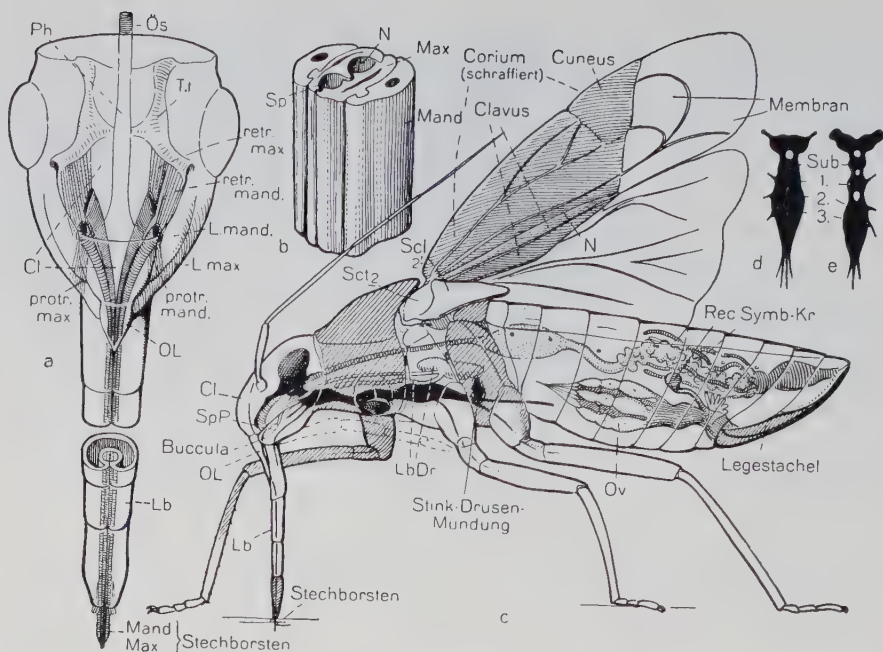


Fig. 197: Hemiptera.

a Vorderansicht eines schematisch vereinfachten Hemipterenkopfs, durchsichtig gedacht, ein Stück des Labiums ausgeschnitten. b Rekonstruktion eines Stücks des Stechborstenbündels einer pflanzensaugenden Wanze. c Bauplan eines Landwanzen-♀, Seitenansicht, Pro- und Metathorax schraffiert. Darm, Labialdrüsen, Nervensystem und Geschlechtsorgane eingezeichnet, Flügel links entfernt, rechts erhoben, Vorderflügel zeigt etwa die Aderung der Miriden, Legebohrer in Ruhestellung. d, e die beiden Extreme in der Ausbildung des zentralen Nervensystems (Dorsalansichten), d = Coccide, e = Lygaeide, 1. 2. 3. = thorakale Ganglien. Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

## 22. Ordnung Homoptera (Pflanzensauger)

mit über 30000 bekannten Arten, die auf fünf Unterordnungen verteilt werden.  
Auchenorrhyncha (Unterordnung 1)

1. Unterordnung: **Cicadina, Zikaden** (Zirpen) (Fig. 200) mit 46 Familien, die sich in zwei Gruppen gliedern, denen wahrscheinlich der Rang von Unterordnungen zukommt, und zwar in die Fulgoriformes (Spitzköpfe) mit den Familien Cixiidae, Fulgoridae und Delphacidae und in die Cicadiformes (Rundköpfe) mit den wichtigen Familien Cicadidae (Singzikaden, Fig. 134a, 200), Cercopidae (Schaumzikaden), Membracidae (Buckelzirpen, Fig. 206d, e) und Cicadellidae (Jassidae) (Fig. 249).

Sternorrhyncha (Unterordnungen 2 bis 5)

Psyllomorpha (Unterordnungen 2 und 3)

2. Unterordnung: **Psyllina, Blattflöhe** mit 4 Familien, darunter Psyllidae und Aphalaridae.

3. Unterordnung: **Aleyrodina, Mottenschildläuse** (Weiße Fliegen) mit der Familie Aleyrodidae (Aleurodinen) (Fig. 134b, 151, 199d).

Aphidomorpha (Unterordnungen 4 und 5)



4. **Unterordnung: Aphidina, Blattläuse**, die in zwei Gruppen unterteilt werden, in die nur ein Winterei legenden, sonst aber lebend gebärenden *Aphidina vivipara* mit den 6 Familien Lachnidae (Baum- oder Rindenläuse), Chaitophoridae (Borstenläuse), Callaphididae (Zierläuse), Aphididae (Röhrenläuse, Fig. 211), Thelaxidae (Maskenläuse) und Pemphigidae (= Eriosomatidae, Blasenläuse) und in die *Aphidina ovipara*, die sich nur Eierlegend vermehren, mit den beiden Familien Adelgidae (Tannenläuse) und Phylloxeridae (Zwergläuse mit der Reblaus, Fig. 212).

5. **Unterordnung: Coccina, Schildläuse** (Fig. 128b, 157a, 203, 204) mit 15 Familien, darunter die Ortheziidae (Röhrenschildläuse), Margarodidae, Eriococcidae mit den Apio-morphinae (Fig. 277), Lecaniidae (Napfschildläuse) und Diaspididae (Deckelschildläuse).

Die Überordnung Hemiptera ist ungewöhnlich vielgestaltig und artenreich, aber doch, vor allem durch den Kopfbau, wohl umschrieben. Fossile Flügelgeäder, die deutlich hemipteroide Züge zeigen, finden sich bereits in karbonischen Ablagerungen, das permische, als Ahnenform der Hemipteroidea in Anspruch genommene *Eugereon* ist anscheinend eine Palaeodictyoptere mit verlängerten, saugenden, aber nicht hemipteroiden Mundwerkzeugen.

Untergetaucht lebende Wasserbewohner sind fast alle Hydrocorisae, Bewohner der Wasseroberfläche die Amphibiocorisae unter den Geocorisae, alle anderen Hemipteren sind Landtiere. Die Homopteren saugen durchweg Pflanzensäfte an grünen oder verholzten oberirdischen Teilen von Gefäßpflanzen, seltener an Wurzeln (z.B. manche Aphidinen und Coccinen). Von Pflanzensäften leben auch viele Landwanzen; einige, z.B. die Aradidae besaugen Pilzmyzelien, die Corixidae sind Algenfresser und Mikrophagen, alle anderen Wasserwanzen sind Räuber, ebenso unter den Landwanzen die Anthocoridae, viele Miridae, die Nabidae, die Wasserläufer mit Ausnahme der aassfressenden Hydrometridae, die Reduviidae und manche Pentatomidae (Asopinae). Blutsauger an Warmblütern sind die tropischen Triatominae (Reduviidae, z.B. *Rhodnius*), die Cimicidae (z.B. die Bettwanze *Cimex*) und die Polycetenidae. Nur die letzteren leben dauernd auf ihren Wirten, tropischen Fledermäusen.

Die Größe der Hemipteren ist äußerst verschieden; durchweg klein bis winzig sind die Pflanzenläuse; klein sind z.B. die Jassiden, die Anthocoridae und die meisten Corixidae, sehr große Arten kommen unter den Singzikaden, riesige unter den Belostomatidae vor. Die Pflanzenläuse sind meist zarthäutig, im übrigen ist, zumal bei den Wanzen, kräftige Sklerotisierung die Regel. Gelbe, grüne, braune und schwarze Pigmente herrschen vor, doch ist auch lebhaftes Rot nicht selten (Pyrrhocoridae, Cicadidae, Cercopidae u.a.); Metallfarben gibt es bei gewissen Pentatomomorpha (Scutelleridae). Querbinden- und Fleckenzeichnung am Rumpf und auf den Flügeln ist sehr häufig, Längsstreifen und Augenflecken finden sich seltener.

Das wichtigste Kennzeichen der Überordnung ist der Bau der **Mundwerkzeuge**, der trotz mannigfacher Abwandlung in den Einzelheiten doch im ganzen sehr einheitlich ist (Fig. 197a). Wie bei den Thysanopteren sind die Mundwerkzeuge stechend-saugend, die Mandibel und die Lacinien der Maxillen (Mand, Max) sind zu Stechborsten umgewandelt, die, mit ihren hohlen Basen tief in den Kopf eingesenkt, durch Pro- und Retraktoren (protr, retr) um Artikulationshebel beweglich sind. Damit ist die Ähnlichkeit mit den Thysanopteren aber erschöpft, insbesondere zeigt sich keine Spur der für diese bezeichnenden Asymmetrie der Kopforgane, und das Tentorium (Tt), von dem die Retraktoren entspringen, ist typisch entwickelt. An der schnauzenartig vorgezogenen, aus dem Clypeolabrum (Cl + OL), den Genae (Laminae mandibulares, L.mand), den Basalteilen der Maxillen (Laminae maxillares, L.max) und dem kurz kegelförmigen Hypopharynx gebildeten Kopfspitze (Vorderkopf) treten die vier Stechborsten, nebeneinandergelagert, zu einem Stechborstenbündel zusammen, wobei die beiden Maxillarborsten (Max) mit ihren

doppelt rinnenförmig gehöhlten Medialseiten ein vorne gelegenes Nahrungsrohr (N) und ein dahinter verlaufendes Speichelrohr (Sp) bilden (Fig. 197b, 198).

Das Salivarium ist zu einer Saugdruckpumpe, der Speichelpumpe (SpP) umgebildet, die auf der Spitze des Hypopharynx ausmündet und den Speichel durch das Speichelrohr des Borstenbündels in die Stichwunde spritzt. Das Nahrungsrohr öffnet sich innerhalb des Vorderkopfs in das Cibarium, das mit dem Vorderpharynx zusammen eine funktionelle Einheit, eine durch mächtige dorsale Dilatoren (m. dil.) betätigte Pumpe bildet. Sie saugt den Nahrungssaft auf und gibt ihn an den Ösophagus weiter. Die Stechborstenmuskeln treiben die miteinander verfalzten und am Ende zugespitzten Stechborsten abwechselnd vor, so daß das Borstenbündel allmählich in den Gegenstand eindringt, der besogen werden soll, und sich so die Nahrungsquelle selbst erschließt. Vielfach, z.B. bei den räuberischen Wanzen, dringen die Mandibularborsten, die hier mit starken Widerhaken versehen sind, nur soweit in das Nahrungsobjekt ein, daß sie sich darin verankern können, und die Maxillarborsten stoßen dann allein als Bündel weiter vor.

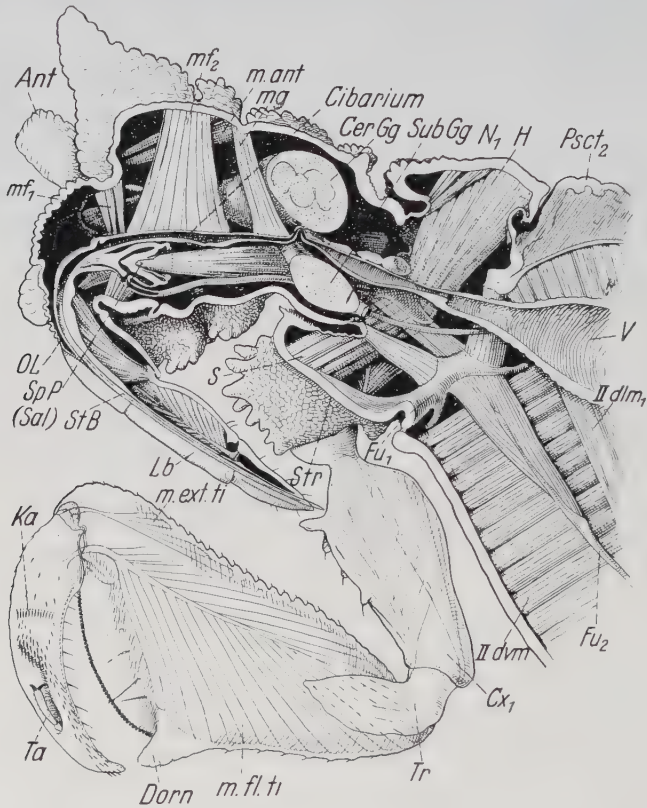


Fig. 198: *Phymata crassipes*, rechte Hälfte des Vorderkörpers, von der Schnittfläche gesehen, zur Demonstration der Kopforgane und der Raubbeine (vgl. Fig. 208e). D = Darm, Fu = Furca, H = Kopfheber, Ka = Putzkamm für die Antenne, m. dil. = Dilatoren des Cibariums, Psct = Praescutum, S = Kopfsenker, SpP = Speichelpumpe, StB = Stechborstenbündel, Str = Stridulationsrinne, in der die Spitze des Labiums gleitet. Andere Bezeichnungen s. S. IX-XI. Leibeshöhle schwarz, Schnittflächen weiß, beim Nervensystem punktiert.

Geführt wird das Bündel jedenfalls vom Labium (Lb), das, als gegliederter unpaarer Anhang entwickelt, an der Spitze mit Tast- und Geruchsorganen ausgestattet ist und das Borstenbündel in einer tiefen Falte seiner Vorderwand beherbergt. Labialpalpen sind ebensowenig als solche erhalten wie Maxillarpalpen.

Je nach der Ernährungsweise ist der Kopfbau im einzelnen sehr verschieden, das Labium länger oder kürzer, wobei die Länge des Stechborstenbündels z.B. bei den sehr kurzrüsseligen Coccinen und Psyllinen umgekehrt proportional zur Labiumlänge ist. In solchen Fällen wird das Borstenbündel in der Ruhe in einer Hauttasche, der Crumena, untergebracht. Bei den ebenfalls kurzrüsseligen mikrophagen bis phytophagen Corixiden sind auch die Stechborsten kurz (Fig. 199c). Während bei den Wanzen die Kopfkapsel ventral hinter dem Labium regelmäßig geschlossen und der Kopf pro- bis orthognath ist, zeigen die Homopteren stets ein offenes Hinterhaupt, das Labium wurzelt dicht hinter dem Vorderkopf in der Halshaut (Zikaden = Auchenorrhyncha, Fig. 200a) oder schließt sich gar eng an das Prosternum an (Pflanzenläuse = Sternorrhyncha, Fig. 199d), und der Kopf ist mehr oder weniger ausgesprochen hypognath.

Vollkommene **Rückbildung der Mundwerkzeuge** zeigen z.B. die ♂♂ der Coccinen und die zwerghaften Sexuales der Phylloxeriden (Fig. 206).

Die **Antennen**, die bei den Wanzen Riech- und Tasthaare, bei den Homopteren meist außerdem Riechplatten oder zusammengesetzte Riechorgane tragen, bestehen meist nur aus 4–5 Gliedern (die Psyllinen und die Coccinen-♂♂ haben mehr), sind aber in der Regel lang. Eine Ausnahme machen die Wasserwanzen, deren kurze Antennen unter dem Kopf verborgen getragen werden (Fig. 199a, c), die Zikaden, die meist nur kurze, basal dicke, pfriemenförmig endende Fühler besitzen, und die ♀♀ und Larven vieler Coccinen, deren Antennen (ebenso wie die der Aleurodinenlarven) bis auf kurze Stummel reduziert sein können (Diaspididen). Die Komplexaugen sind meist akon, doch kommen eukone Augen mit terminalen Kegeln bei Zikaden vor. Jugendstadien haben oft sehr einfache Lateralaugen, die bei den Imagines neben den Komplexaugen erhalten bleiben können (Aphidinen) oder, bei den Schildlaus-♀♀ z.B., allein die imaginalen Augen bilden. Die Schildlaus-♂♂ haben statt Komplexaugen meist von solchen abgeleitete Gruppen von Einzelaugen (Fig. 203e, 204). Ozellen kommen in 2- oder 3-Zahl bei geflügelten Formen häufig vor, können aber auch fehlen (Miriden, Cimiciden und viele andere Wanzen).

Der **Thorax** ist durch ein starkes Überwiegen des Meso- über den Metathorax gekennzeichnet, besonders in den tergalen Teilen (am wenigsten ausgesprochen bei den Aleurodinen, Fig. 199d). Dem entspricht die Entwicklung der indirekten Flugmuskeln beider Segmente, unter denen, wie bei den Psocopteren, laterale dorsale Längsmuskeln im Mesothorax besonders auffallen (II dlm<sub>2</sub>). Die Vorderflügel sind die wirksamen Flugorgane und dementsprechend, wiederum mit Ausnahme der Aleurodinen (Fig. 57a), viel größer als die Hinterflügel, die mit ihnen durch verschiedenartige Bindevorrichtungen während des Flugs verkoppelt, stets weichhäutig und, wenigstens bei den Wanzen und Zikaden, fächerartig faltbar sind. Die Vorderflügel dagegen sind niemals faltbar, ihr Analfeld ist als Clavus durch eine besondere Naht, die Clavusnaht (N), abgetrennt, ein Merkmal, das nur bei den aderarmen Flügeln der Pflanzenläuse undeutlich wird oder fehlt (Fig. 204, 211, 212), sonst aber die Hemipteren kennzeichnet (Flügeladern der Zikaden s. Fig. 200).

Bei den Wanzen bilden die Vorderflügel **Halbdecken** (Hemelytren), ihr Basalteil, das Corium, ist lederartig fest und pigmentiert, der kleinere Spitzenteil, die Membran, behält die Durchsichtigkeit. Bei den Anthocoriden und Miriden ist vom Corium noch ein dreieckiger Cuneus abgegrenzt (Fig. 197). Die Halbdecken werden in der Ruhe flach auf den



Hinterleib gelegt, wobei sich die Membranen decken und die Clavi eng an das rückwärts vorspringende, Mesoscutellum legen (Fig. 199a). Bei den Scutelleriden unter den Pentatomorpha ist das Mesoscutellum sehr groß und bedeckt die Flügel in der Ruhelage größtenteils (Fig. 205b, 206). Bei den Plataspiden, bei denen die Hemielytren allerdings knickbar sind, deckt es die Flügel bis auf einen winzigen basalen Streifen (Fig. 205a, 206a, 207). Bei den Homopteren liegen die Flügel in der Ruhe dachartig dem Hinterleib auf, flach werden sie nur bei den Coccinen-♂♂ (Fig. 203e) sowie bei den geflügelten Morphenen der Phylloxeriden und der Adelgiden zurückgelegt. Die Coccinen-♂♂ zeigen das äußerste Extrem der **Rückbildung der Hinterflügel**, die bei ihnen zu kleinen, durch Hakenhaare mit den Vorderflügeln verbundene Läppchen geworden sind (Fig. 203e, H). **Rückbildung beider Flügelpaare** kann in fast allen Gruppen eintreten, es bleiben entweder Stummel erhalten (*Cimex*, *Pyrrhocoris*), oder die Flügel kommen überhaupt nicht zur Ausbildung wie bei den ♀♀ der Coccinen (Fig. 128b) oder bei gewissen Morphenen der Aphidinen (Fig. 205). Innerhalb einer Art kann eine bedeutende Variabilität der Flügellänge oder Flügelpolymorphismus vorkommen.

Die Beine sind im typischen Fall Schreitbeine mit dreigliedrigen Tarsen, mit zwei Klauen und mit Pulvillen, doch kommen auch zweigliedrige (Aphidinen, Psyllinen, Aleurodinen, Fig. 199d) und eingliedrige Tarsen (Coccinen, Fig. 203e), einklauige Prätersen (Fig. 203e), Arolien, Empodien und tibiale Haftapparate vor (Sohlenbläschen der Aphidinen).

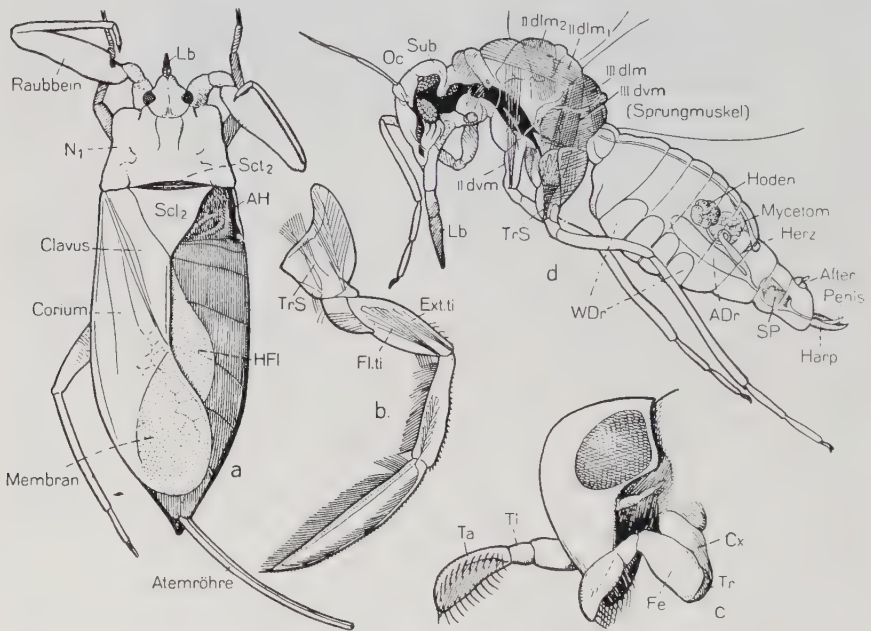


Fig. 199: Hemipteroidea.

a *Nepa cinerea* dorsal, Flügel der rechten Seite entfernt, um die Atemhöhle (AH) zu zeigen; links Flügel in Ruhelage. b Hinterbein (Ruderbein) einer 5. Larve von *Corixa*. c Kopf und Vorderbeine einer *Corixa* von links. d Seitenansicht eines Aleurodinen-♂, Pro- und Metathorax schraffiert, Nervensystem, einige Thoraxmuskeln und Geschlechtsorgane eingezeichnet. Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

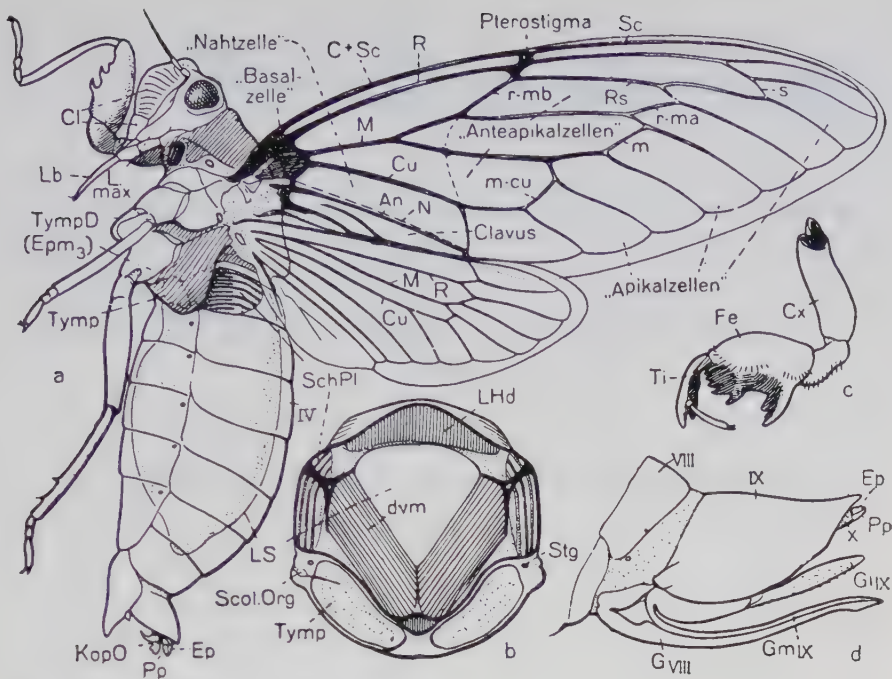


Fig. 200. Cicadidae.  
 a Seitenansicht eines Cicadiden-♂ mit erhobenen Flügeln, Pro- und Metathorax schraffiert, abdominaler Luftsack eingezeichnet, linkes Vorderbein abgeschnitten. b Basis des abgeschnittenen Abdomens eines Cicadiden-♂, von vorn gesehen. LHd = der vom Luftsack LS dorsalswärts gedrängte Teil des Leibeshöhleninhalts. c Vorderbein (Grabbein) einer Cicadidenlarve im letzten Stadium. d Hinterleibsende eines Cicadiden-♀, mit dem Legebohrer, Seitenansicht. (c, d nach SNODGRASS). Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Zu Greifbeinen umgewandelt sind die Hinterbeine bei gewissen Coreiden (Fig. 209a), Raubbeine von verschiedener Ausprägung sind die Vorderbeine der Nepiden (Fig. 199a, 210c), vieler Reduviiden, der Phymatiden und Henicocephaliden (Fig. 208, 198), Klebfangbeine die der Apiomerinen (Fig. 209), Schaufelbeine mit verkürzter Tibia und löffelförmigem, beborstetem Tarsus die der Corixiden, die damit Mikroorganismen herbeischaffen (Fig. 199c). Grabbeine von einfacher Form finden sich unter den Pentatomorpha bei den Cydniden, die aber auch Formen wie die in Fig. 167 abgebildete hervorbringen (s. S. 167). Die hier vertretene Pickenform der Vorderbeine findet sich analog bei den gleichfalls an Wurzeln saugenden Larven der Singzikaden wieder (Fig. 200c). Bei den Corixiden, den Naucoriden, den Belostomatiden und Notonectiden sind die Hinterbeine abgeflachte, mit spreizbaren Haarsäumen besetzte Ruderbeine (Fig. 199b), bei den meisten Zikaden, den Pysllinen und Aleurodinen sind sie zu Sprungbeinen umgewandelt, deren wirksame Muskeln aber im Gegensatz zu den Saltatorien nicht im Schenkel, sondern im Rumpf gelegen sind und an der Trochantersehne angreifen (Fig. 199d). Oberflächenruder finden sich bei den Wasserläufern (S. 418).

Der Prothorax ist bei den Homopteren meist klein, bei den Membraciden allerdings besonders groß und zu allerlei seltsam gestalteten Bildungen umgewandelt, bei den Wanzen ist das Pronotum stets ein flaches, großes Halsschild (Fig. 197c, 199a, N<sub>1</sub>).

Der **Hinterleib** zeigt bei den Wanzen, weniger bei den Homopteren, eine starke Reduktion des ersten Segments, zumal in seinem sternalen Teil, auch das zweite ist gewöhnlich kleiner als die folgenden. Die Hinterleibsbasis ist in der Regel (Ausnahme Aleurodinen, Fig. 199d) nicht verengt.

Bei den Wanzen ist der Hinterleib wie der ganze Rumpf wenigstens dorsal abgeflacht, bei den Homopteren dagegen meist drehrund. Eine Ausnahme machen die Larven der Aleurodinen, der Psyllinen, vieler Coccinen und die ♀♀ der letzteren, durchweg Pflanzenparasiten, bei denen der Rumpf der Unterlage angepaßt ist und ihr oft sehr eng anliegt (Fig. 203). Die Bewegungsorgane sind dementsprechend mehr oder minder stark reduziert oder reine Klammerorgane, bei den Diaspididenlarven und -♀♀ tritt ein vollkommener Beinverlust ein, so daß hier ein ungewöhnlich ausgeprägter Sexualdimorphismus zustande kommt (Fig. 203d, e, Neotenie s. S. 222 und Fig. 157a).

Bleiben diese Eigentümlichkeiten auf die Jugendstadien beschränkt wie bei den Coccinen-Männchen und den Aleurodinen, so ergeben sich tiefgreifende Abänderungen des äußeren Baues, die oben bereits als die **Metamorphosetypen** der Parametabolie (Fig. 128b) und der Allometabolie beschrieben wurden. Im typischen Fall ist die Metamorphose der Hemipteren jedoch eine über 4 oder 5 Larvenstadien führende Paurometabolie ohne wesentliche Änderungen, doch wird oft, z.B. bei den Psyllinen, die Ausbildung der äußeren Geschlechtsorgane und anderer imagoeigener Merkmale weiter als gewöhnlich hinausgeschoben, und dasselbe kann mit der Ausbildung der Flügel der Fall sein (Adelgidae und Phylloxeridae, Homometabolie).

Häufig ist **Tonerzeugung** in Form von Stridulation bei Wanzen (siehe z.B. Fig. 198, Str). Die Männchen der Singzikaden besitzen Trommelorgane, d.h. ein Paar seitlich am ersten abdominalen Tergum gelegener gewölbter und durch Rippen versteifter Schallplatten (SchPl, Fig. 200a, b), die durch ein starkes Muskelpaar (dvm) in rascher Folge eingebault werden und dazwischen immer wieder durch eigene Elastizität die Ausgangslage erreichen. An die Innenseite der Schallplatte legt sich ein Luftsack (LS); der Ton entsteht wie der, den man durch rasch aufeinanderfolgendes Einbeulen und Wiederloslassen des gewölbten Deckels einer Blechdose erzeugen kann. Die Schwingungen der Schallplatte sind je nach Größe, Stärke, der Zahl und der Ansatzfläche der Muskeln verschieden. Der so erzeugte Ton hängt auch noch von ihrer Elastizität, Größe, Dicke und Wölbung ab. Die Lautäußerungen variieren je nach der Ausbildung des Tonapparates und seiner Muskeln, können aber auch aktiv von der Zikade durch Beeinflussung von Geschwindigkeit und Tonfolge verändert werden. Ähnliche Organe, deren Töne allerdings ohne Kunstgriffe für das menschliche Ohr nicht hörbar sind, befinden sich auch an gleicher Stelle bei allen Gruppen der Cicadiformes oder unpaar auf dem Rücken im Bereich des 1. und 2. Hinterleibssegmentes bei den Fulgoriformes. Bei den Weibchen der Singzikaden (bis auf wenige Ausnahmen konnte noch kein Tonapparat gefunden werden, weshalb sie wohl mit Recht für stumm gelten. Zwischen kopulationsbereiten Männchen und Weibchen der anderen Zikaden finden dagegen oft präzise Wechselgesänge statt (Fig. 201). Dabei ist der Gesang des Weibchens ein gleichmäßiges oder ungleichmäßiges Klopfen oder Trommeln und der Gesang des Männchens ein kurzer Ruf oder eine aus mehreren Abschnitten zusammengesetzte Strophe. Der Tonapparat des Weibchens ist erst wenig bekannt.

Ventral von den Schallplatten (und an entsprechender Stelle beim ♀) befindet sich die paarige Tympanalhöhle, die vom Tympanaldeckel (Metepimerum, Fig. 200, TypD) überwölbt und deren Rückwand durch ein gespanntes Trommelfell (Tympanum, Typ) gebildet wird. Auch an dieses legt sich innen der Luftsack (LS), der beim ♂ den größten Teil des Hinterleibs ausfüllt; das zugehörige Skolopalorgan (Scol.Org), das das **Gehörorgan** vollständig macht, ist in einer lateralen, paarigen Gehörkapsel geborgen. Bei den



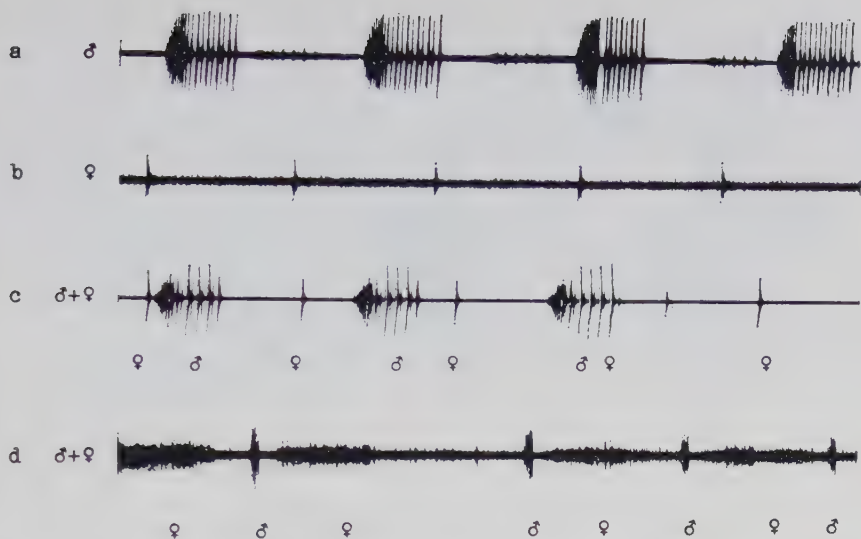


Fig. 201: Oszillogramme von Lautäußerungen der Kleinzikaden a-c *Conometus anceps* (Fulgoriformes) und d *Euscelis plebejus* (Cicadiformes).

a Gesang eines Männchens, b gleichmäßiges Klopfen eines Weibchens, c Wechselgesang zwischen Männchen und Weibchen. Das Männchen ruft in das Weibchenklopfen hinein, zum Teil überdecken sich die Laute fast; d Wechselgesang zwischen Männchen und Weibchen. Hier ist der Männchengesang sehr leise, daher treten die viel längeren Weibchentöne deutlich hervor. (Die Oszillogramme wurden von Frau Professorin Dr. HILDEGARD STRÜBING aufgenommen und zur Verfügung gestellt).

Wasserwanzen sind ebenfalls (thorakale, einfachere) Tympanalorgane nachgewiesen. Statische Organe besitzen die Nepiden und die *Aphelocheirus*-Arten am Hinterleib (s. S. 118).

Das Zentralnervensystem ist ungewöhnlich konzentriert. Das äußerste Extrem zeigen die Coccinen, bei denen alle Bauchganglien mit dem Subösophagealganglion zu einer Masse verschmolzen sind (Fig. 197d), ein gesondertes Subösophagealganglion kommt häufig, ein gesondertes Prothorakalganglion bei manchen Wanzen vor (Fig. 197c, e), das Corpus allatum ist bei den Wanzen unpaar.

Labialdrüsen (Fig. 197c, LbDr) sind regelmäßig vorhanden, fast ausnahmslos zweilappig und nicht selten (Wanzen) mit Reservoir versehen. Der unpaare gemeinsame Gang mündet in die Speichelpumpe (Fig. 198, SpP), das Sekret ergießt sich in die Stichwunde. Der Vorderdarm ist stets eng, Kropf und Proventriculus fehlen. Der Hinterdarm, der ein erweitertes Rectum und eine blindsackförmige Rectalampulle bildet, ist ohne Rectalpapillen; eine Valvula cardiaca ist nur selten, eine peritrophische Membran niemals vorhanden.

Bei den Wanzen ist der Mitteldarm oft in einen magenartigen vorderen und einen röhrenförmigen hinteren Abschnitt gegliedert; der letztere trägt bei pflanzenaugenden Wanzen häufig Blindsäcke, in denen symbiotische Bakterien sich aufhalten (Symbiontenkrypten, Fig. 197c, SymbKr). Bei den Plataspiden (Fig. 202d) beteiligt sich der «Kryptendarm» überhaupt nicht mehr an der Verdauung, er ist mit dem vorderen, blind endenden Teil des Mitteldarms (BIS) nur noch durch ein Ligament verbunden und beim ♂ vom Hinterdarm völlig gelöst. Beim ♀ bleibt die Verbindung nach rückwärts offen, ein Symbion-

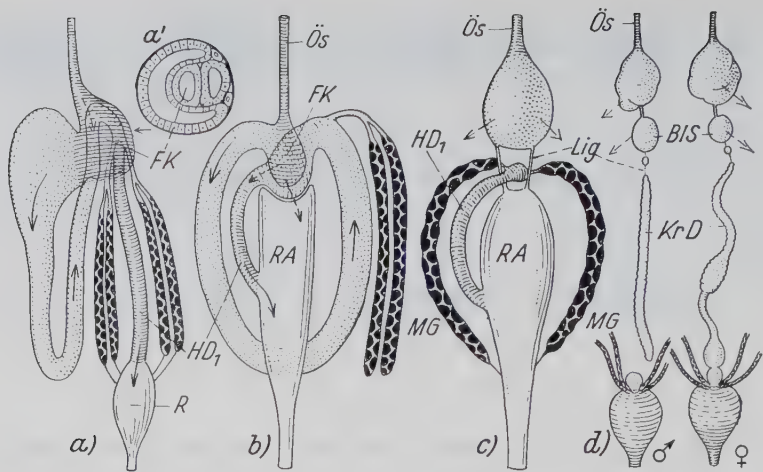


Fig. 202: Ungewöhnliche Gestaltung des Darms bei Hemipteroiden.

a Membracide (*Tricentrus*) mit Querschnitt durch die Filterkammer (a'), b *Pseudococcus*, c Diaspidide (*Lepidosaphes*), d Plataspidide (*Coptosoma*). Mitteldarm punktiert, Vorder- und Hinterdarm schraffiert, ausgezogene Pfeile geben den Nahrungsstrom im Darmlumen, gestrichelte Pfeile Durchgang durch die Darmwand an. (Nach KERSHAW, BERLESE und SCHNEIDER schematisiert).

BIS = Blindsack des Mitteldarms, FK = Filterkammer, HD<sub>1</sub> = 1. Hinterdarmabschnitt, KrD = Kryptendarm, Lig = Ligament, MG = Malpighigefäße, Ös = Ösophagus, R = Rectum, RA = Rectalampulle.

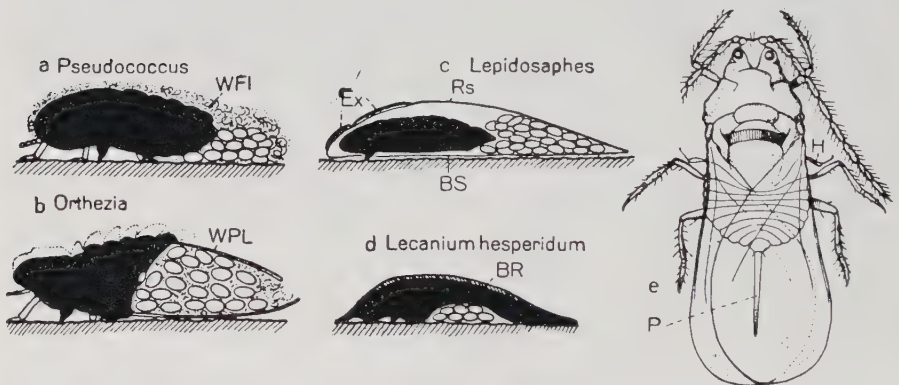


Fig. 203: Coccinea.

a-d ♀, schematische Längsschnitte mit Eiern und Hüllen. e *Aspidiotus*-♂ (Diaspidide), Dorsalansicht, Flügel in Ruhestellung (e nach BERLESE). BR = Brutraum, BS = Bauchschild, Ex = Exuvien, H = Hinterflügel, P = Penis, RS = Rückenschild, WFI = Wachsfilm, WPL = Wachsplatten. *Lecanium hesperidum* = *Coccus hesperidum*.

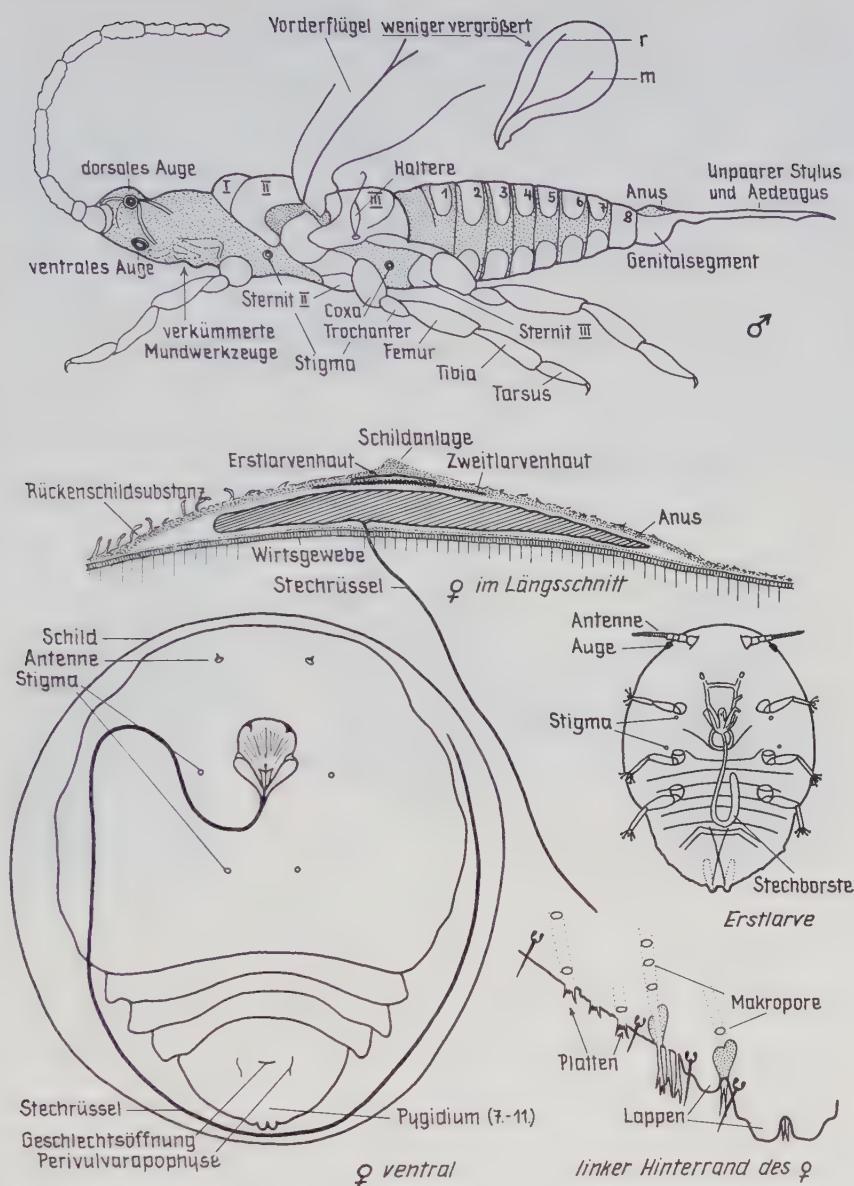


Fig. 204: Coccina.

Organisationsschema einer Diaspidide. Der Schild des ♀ in Ventralansicht ist nur angedeutet, in Wirklichkeit ist sein Umfang im Verhältnis zum Körper bedeutend größer, wie auch aus dem Längsschnitt hervorgeht. (Nach GHOURI und KRAUS).



tenpaket wird jedem Ei beigegeben und von der Junglarve ausgesogen. Symbionten, oft in mehreren verschiedenen Formen, finden sich fast durchweg auch bei den Homopteren, aber nicht im Darm, sondern in der Leibeshöhle, gewöhnlich in besonderen Myzetomen (S. 508). Bei den Homopteren ist der Darmverlauf meist kompliziert. Nur selten hat der Mitteldarm (z.B. bei den meisten Aphidinen) die übliche Gestalt, meist schließt sich der Hinterdarm eng an die Übergangsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm an, und einer von beiden Darmteilen durchdringt die Peritonealhülle des anderen, um sich mit diesem zur **Filterkammer** (FK) zu vereinigen. Den typischen Fall, der bei den Cicadinen, den Psyllinen und den Aleurodinen in verschiedener Form verwirklicht ist, zeigt Fig. 202a; der sehr wasserreiche Nahrungssaft wird hier in der Filterkammer durch Überdiffundieren des Wassers ( $\rightarrow$ ) in den Hinterdarm eingedickt. Ähnliche Verhältnisse zeigen auch die primitiven Coccinen (Fig. 202b), doch schließt sich hier die Rectalampulle eng an die Filterkammer an und nimmt aus ihr das Wasser auf. Bei den Lecaniiden wird HD<sub>1</sub> sehr eng, bei den Diaspididen (Fig. 202c) ist dieser Abschnitt zwar, als Mündungsrohr für die Malpighigefäße, noch vorhanden, aber, wie bei den Plataspiden, gibt es zwischen dem Mittel- und dem Hinterdarm nur noch eine Ligamentverbindung, die Kotabgabe ist eine reine Exkretion, die Nahrungsstoffe werden im Mitteldarm bis auf geringe Reste ausgewertet, ebenso wie bei den Phylloxeriden, deren After verschlossen ist, denen aber, wie allen Aphidinen, die **Malpighigefäße** fehlen. Diese treten bei den anderen Pflanzenläusen in Zweizahl, sonst in Vierzahl auf.

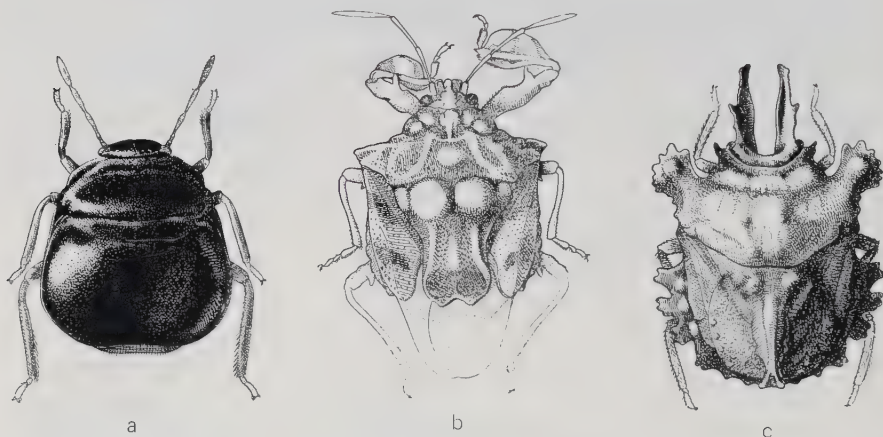


Fig. 205: **Pentatomorpha** als Beispiele für verschiedene Skulptur.

**a** *Coptosoma scutellatum*, einheimische Plataspide, Vergr. 7  $\times$ , **b** *Cazira verrucosa*, Pentatomide aus Tonkin, Vergr. 4  $\times$ , **c** *Cyrtocoris monstrosus*, Pentatomide aus Peru, Vergr. 3  $\times$ .

Am Rückengefäß ist das Herz durchweg kurz (Fig. 199d), Exsudation durch Ostiolen kommt bei Blatt- und Schildläusen vor. Wachsdrüsen sind bei den Homopteren außerordentlich häufig an den verschiedensten Körperstellen vertreten (z.B. Fig. 199d, WDr) und oft sehr kompliziert gebaut.

Sie bilden Schutzhüllen um den Körper und die Brut (Fig. 203a, b), zumal bei den Coccinen, bei denen außerdem «Lackdrüsen» und sog. Spinndrüsen vorkommen. Die letzteren liegen, bei den Diaspididen am Hinterende und dienen zur Herstellung des Schilds, zu dessen Aufbau außerdem noch die Exuvien der Larvenstadien verwendet werden (Fig. 203c, Ex). Bei den Lecaniiden bildet der mütterliche Körper selbst ein Schutzdach über der Brut, das auch erhalten bleibt, wenn das ♀ abgestorben ist (Fig. 203d).

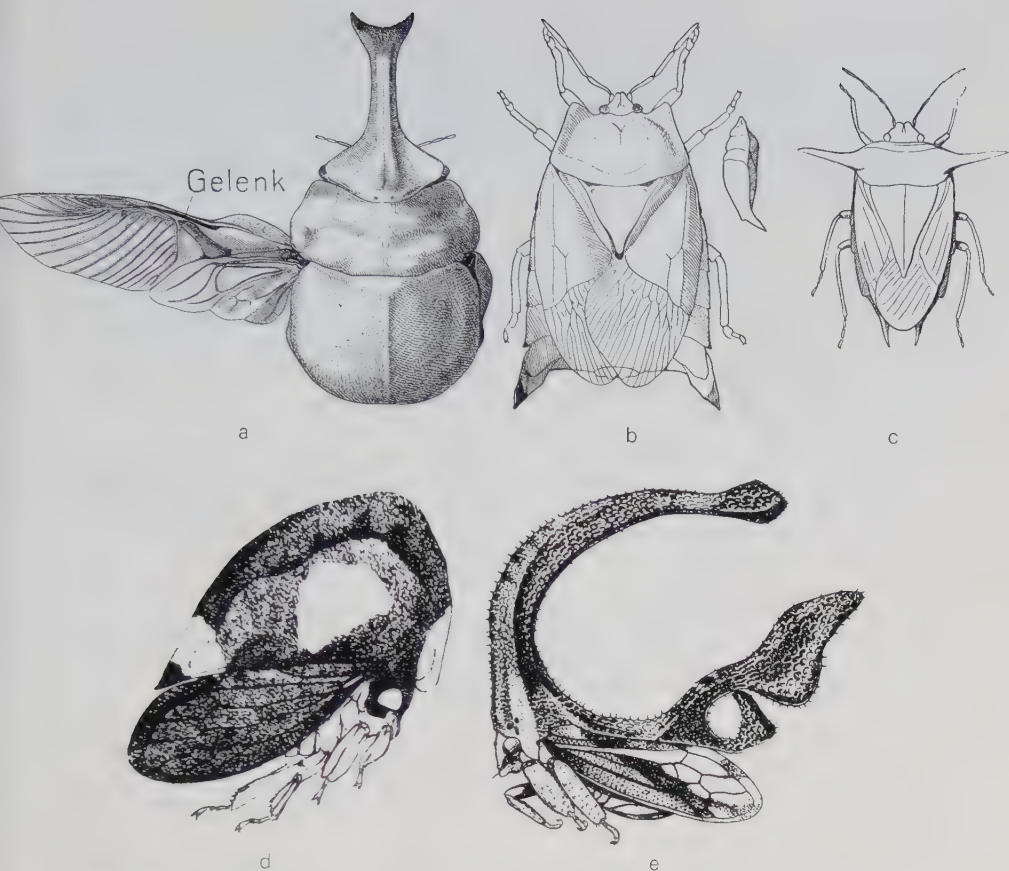


Fig. 206: Pentatomomorpha (a–c) und Membracidae (c, d) mit auffallenden Fortsätzen.  
 a *Severiniella haasi*, Männchen, Plataspiden aus dem Kongogebiet, Vergr. 2 ×, b *Oxylobus nigromarginatus*, Pentatomide aus Malakka, Vergr. 1,5 ×, c *Edessa bubalus*, Pentatomide, Vergr. 1,5 ×. – d *Membracis tectigera*, e *Sphongophorus gonzaloi*, Südamerika. (Nach PELÁEZ).

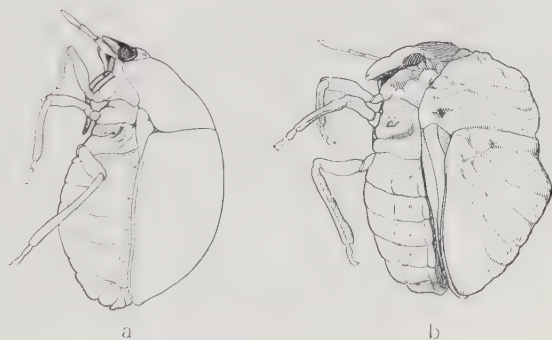


Fig. 207: Extrem gedrunge-  
 gebaute kugelförmige Wan-  
 zen in Seitenansicht.  
 a *Coptosoma scutellatum*, ein-  
 heimische Plataspiden, Vergr.  
 6 × (siehe auch Fig. 205 a),  
 b *Vilpianus galii*, einheimi-  
 sche Pentatomide, Vergr.  
 6 ×.

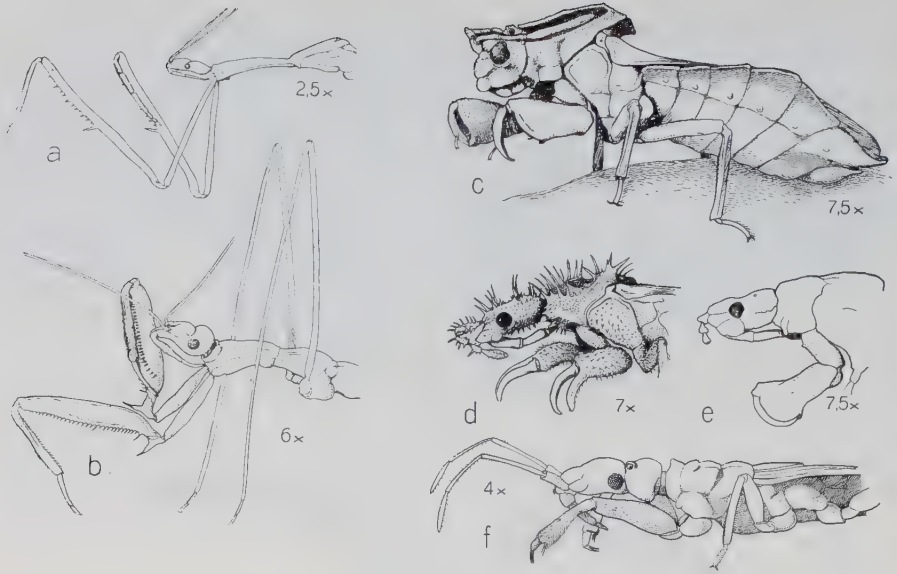


Fig. 208: Wanzen mit Raubbeinen.

a *Emesa longipes*, Reduviide, b *Ploiaria domestica*, einheimische Reduviide, c *Phymata crassipes*, einheimische Phymatide, d *Carcinocoris binghami*, e *Macrocephalus notatus* (d-e Phymatidae), f *Henicocephalus* sp. (Henicocephalide) aus Ostafrika.

Stinkdrüsen, die bei den Imagines an den Metapleuren (Fig. 197c), bei den Larven auf dem Rücken des Hinterleibs ausmünden, haben die Wanzen.

Das Tracheensystem besitzt dorsale Längsstämme, meist zahlreiche Querkommissuren und zehn Stigmenpaare. Die Stigmenzahl ist indessen, besonders bei den Homopteren, oft stark reduziert, die Schildläuse haben nur zwei, die Aleurodinen nur vier Stigmenpaare, bei beiden sind die Längsstämme nicht durchgehend (tertiär vereinfachtes TrS), und Querkommissuren sind spärlich oder fehlen.

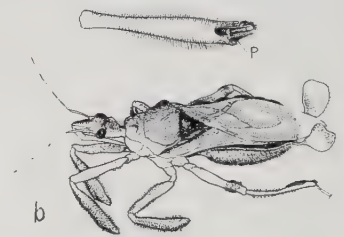
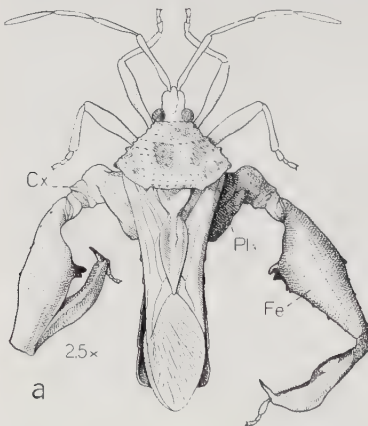


Fig. 209: a *Meropachys nigricans* (Coreide aus Brasilien) mit als Greifbeine ausgebildeten Hinterbeinen, b *Apiomerus vexillatus* (Reduviide aus Buguba) mit Klebfangbeinen. Daneben Schiene des Vorderbeins stärker vergrößert, mit dem eingeklappten Tarsus und der Putzscharte P (Antennenbürste).



**Besondere Atmungsverhältnisse** zeigen die **Wasserwanzen**. Die Stigmen sind bei ihnen mit Ausnahme mancher Junglarven, die Hautatmung haben, offen, die Tiere müssen also von Zeit zu Zeit an die Wasseroberfläche kommen, um Luft zu holen (s. S. 153). Als Speicherräume für Luft dienen bei den Imagines die Höhlen unter den Flügeldecken und die seitlich am Meso- und Metathorax gelegenen Atemhöhlen (AH, Fig. 199a), die durch die Pleuren gebildet und durch die Vorderflügel abgeschlossen werden. Im einzelnen ist die Atemmechanik sehr verschieden, bei den Nepiden sind Atemröhren am Hinterleibsende vorhanden, die, aus zwei Hälften gebildet, dem ruhenden Tier eine Verbindung mit der Oberfläche ermöglichen (Fig. 199a).

Die Ovarien sind durchweg aus telotrophen Ovariolen aufgebaut und meist büschelförmig (Fig. 197c), doch kommen bei den Coccinen auch traubenförmige und, als einzig dastehender Fall unter den Insekten, verzweigte Ovarien vor. Die Sexuales der Pemphigiden, Adelgiden und Phylloxeriden haben nur eine un-

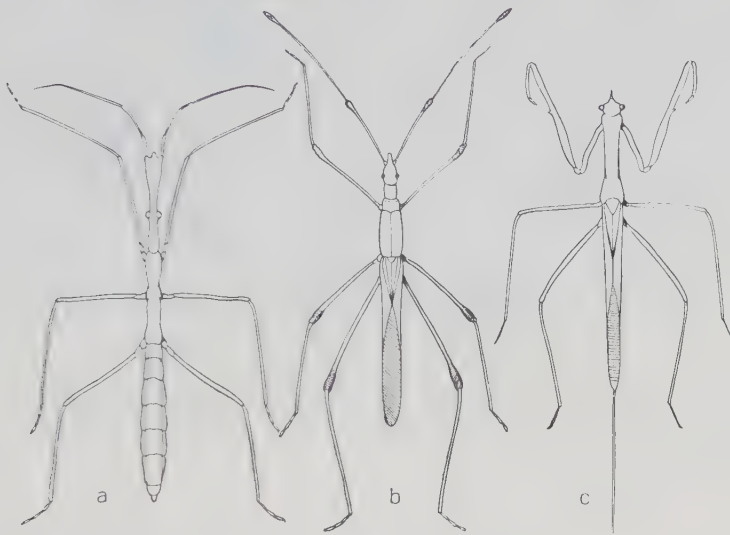


Fig. 210: Extrem langgestreckte einheimische Wanzen.

a *Hydrometra* (Hydrometridae), b *Neides* (Berytidae), c *Ranatra* (Nepidae).

paare Eiröhre. Receptacula fehlen nur bei den parthenogenesierenden ♀♀ der Aphidinen, sonst ist stets ein unpaares Receptaculum vorhanden, paarige oder unpaare Anhangsdrüsen finden sich regelmäßig. Der orthopteroide Legebohrer (Fig. 197c, 200d) besteht meist aus den üblichen drei Gonapophysenpaaren, doch sind die beiden Hälften des medialen Paares des 9. Segments fast immer miteinander verschmolzen. Das laterale Paar des 9. Segments ist entweder als Scheide entwickelt oder es fehlt ganz (Aleurodinen). Rückbildung des Legebohrers ist bei Wanzen und Pflanzenläusen nicht selten.

Die Hoden sind kamm- oder büschelförmig, Anhangsdrüsen (ADr), paarige oder unpaare Vesiculae sind häufig, eine Samenpumpe (SP) kommt den Aleurodinen (Fig. 199d) und Psyllinen zu. Die äußeren männlichen Geschlechtsorgane sind sehr verschiedenartig entwickelt. Der Penis ist entweder fest sklerotisiert (Fig. 199d),

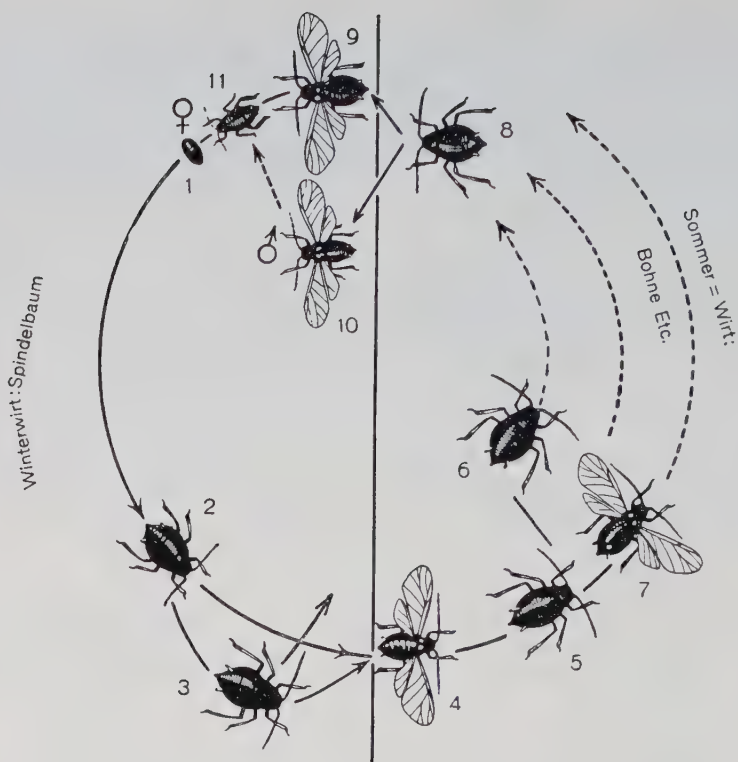


Fig. 211: Entwicklungszyklus der Bohnenblattlaus *Aphis (Dorsalis) fabae*.  
(Nach DAVIDSON).  
Erklärung siehe Text.

einfach oder mit Gelenk, zuweilen mit Titillatoren versehen, oder weich und schwellbar (viele Wanzen). Ein Zangenapparat, wahrscheinlich Harpagonen darstellend, ist weit verbreitet.

Viviparie gibt es bei den Polyceten, bei vielen Schildläusen und bei den parthenogenesierenden Generationen der Aphidinen. **Parthenogenese** kommt bei den Pflanzenläusen (Aleurodinen, Coccinen, Aphidinen) in verschiedener Form vor; bei den Aphidinen ist **Heterogonie**, d.h. Parthenogenese in zyklischem Wechsel mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung, in Verbindung mit Polymorphismus und (meist) Wirtswechsel die Regel.

Unter den **Aphididen** gibt es fakultativ wirtswechselnde Arten, deren Winterwirt ein Holzgewächs ist, wie z.B. der Spindelbaum (*Evonymus*) bei *Aphis fabae* (Fig. 211). Aus dem Winterei (1), das an den Zweigen des Winterwirts sitzt, kriecht im Frühjahr die Fundatrix (2), ein ungeflügeltes ♀, das parthenogenetisch (als «Jungfer» oder Virgo) ungeflügelte (3) und geflügelte (4) Jungfern (Fundatrigenien) hervorbringt. Die geflügelten wandern auf Krautgewächse (*Vicia* u.a.) ab, und es entstehen aus ihnen Generationen geflügelter und ungeflügelter Jungfern (5, 6, 7, 8 virginigene Serie, Exules), während die ungeflügelter, auf dem Spindelbaum verbliebenen Jungfern sich als fundatrigena Serie ebenfalls weiter fortpflanzen und unter günstigen Umständen den Zyklus vollenden können.

Die Exsules bringen gegen den Herbst hin geflügelte Jungfern (Gynoparen, 9) hervor, die auf den Spindelbaum zurückwandern und dort ungeflügelte, auffällig kleine ♀♀ gebären (11). Unterdessen sind auf den Krautgewächsen auch ♂♂ hervorgebracht worden (10), die geflügelt sind, Spindelbäume und damit die eben genannten ♀♀ aufsuchen. Es findet nun eine Kopulation statt, die ♀♀ sind also normale Tiere (amphigone ♀♀, Sexualis-♀♀), nicht Jungfern; sie bringen im Gegensatz zu den Jungfern, die durchweg vivipar sind, Eier hervor, die Wintereier, die sie in Knospenwinkeln ablegen und die im nächsten Frühjahr wieder Fundatrices liefern. Bei vielen Aphididen findet kein Wirtswechsel statt, die Tiere bleiben das ganze Jahr auf einem Krautgewächs (*Aphis rumicis* auf *Rumex*) oder einem Holzgewächs (*Aphis sambuci* auf Holunder, Periphyllini auf Ahornarten, Fig. 254, Lachnidae auf Nadelhölzern), bei anderen ist der Wirtswechsel obligatorisch, d.h. eine fundatrigene Serie hält sich auf dem Winterwirt auch unter günstigsten Umständen nicht (*Yezabura crataegi*), wieder andere halten sich im Gegenteil viel häufiger als *Aphis fabae* auf dem Winterwirt und sind also noch weniger obligatorisch wirtswechselnd als diese (*Hyalopterus arundinis*, auf *Arundo* und *Prunus*).

Bei den nicht wirtswechselnden Aphididen sowie bei den Pemphigiden, Phylloxeriden und Adelgiden entstehen die Geschlechtstiere fast immer als Geschwister; die sie hervorbringende Jungfer wird als Sexupara bezeichnet. Schon bei manchen Aphidinen (*Phyllaphis*, *Mindarus*, Thelaxiden), noch deutlicher aber bei den Pemphigiden und Adelgiden kommt es zu einer Festlegung der Generationenzahl auch in den Virgoreihen.

Die als Jungfern viviparen **Pemphigiden** sind fast durchweg wirtswechselnd, Winterwirte sind hauptsächlich die Ulme, Pappel, Esche und Pistazie, Sommerwirte meist Wurzeln von Kraut- und Holzgewächsen. Am Winterwirt werden von der Fundatrix Blattspreiten- oder Blattstielgallen erzeugt. Die Sexuales sind klein und rüssellos, das ♀ erzeugt nur ein Ei. Diese Merkmale der Sexuales gelten auch für die Phylloxeriden und Adelgiden (bei den letzteren sind sie nicht rüssellos), bei denen aber die Jungfern nicht vivipar, sondern ovipar sind. Die **Adelgiden** sind wirtswechselnd, ihre Fundatrix erzeugt an jungen Fichtentrieben Gallen von Ananas- bis Tannenzapfenform, komplizierte, mehrjährige Zyklen kommen bei ihnen vor. Die **Phylloxeriden** sind z.T. nicht wirtswechselnd (Eichenphylloceren), ihr bekanntester Vertreter, die Reblaus (Fig. 212), zeigt Wirtswechsel zwischen den Blättern und den Wurzeln der Weinrebe. Aus den von den Sexuales erzeugten Eiern (1) gehen Jungfern (Fundatrices) hervor, die auf den Blättern Gallen erzeugen (3). Aus ihren Eiern kriechen Larven aus, die z.T. sich wie die Mutter verhalten (4, 5), z.T. in den Boden gehen (6) und zu Wurzelläusen heranwachsen (7). Dies wiederholt sich, bis im Herbst nur noch Wurzelläuse übrig sind, die als Hiemalis-Larven (8, 9) den Winter überdauern können. Aus manchen Eiern der Wurzelläuse gehen Larven hervor (10, 11), die sich zur Oberfläche emporarbeiten und zu Sexuparen, den einzigen geflügelten ♀♀ (12) werden, die im Verlauf des Zyklus auftreten. Sie legen Eier (13) ab, aus denen Sexuales kriechen (14, 15), die kopulieren (16). Das einzige Ei (1), das vom Sexualis-♀ abgelegt wird, überwintert, aus ihm entsteht wieder die Fundatrix.

**Anholozyklie** (S. 276) ist bei Aphidinen recht häufig, die Reblaus (*Viteus vitifolii*) zeigt sie in unserem Klima (oberirdischer Teil des Zyklus fällt praktisch aus), desgleichen manche Pemphigiden (z.B. Blutlaus *Eriosoma lanigerum*) und Adelgiden.

## Holometabola

Die Holometabola sind Pterygota mit einer vollkommenen Metamorphose, wobei zwischen dem Wachs- und Freßstadium, die Larve, und dem Fortpflanzungsstadium, der Imago, noch ein Ruhestadium, die Puppe, eingeschoben wird, das als erstes Stadium äußerlich erkennbare Flügelanlagen besitzt, die wie andere Imaginalmerkmale vorher im Innern der Larven als Imaginalscheiben vorgebildet wurden (siehe S. 227). Sie umfassen 88% aller rezenten Insektenarten.



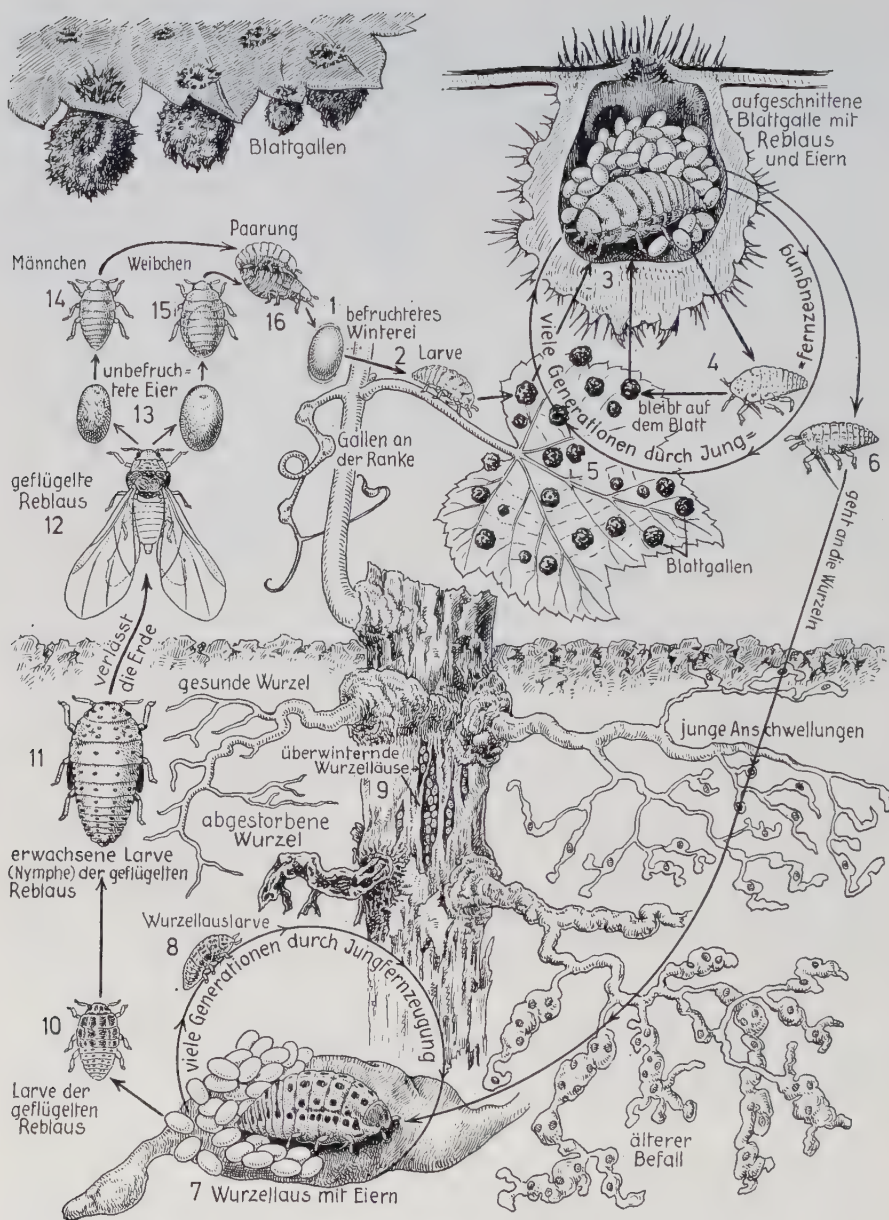


Fig. 212: Entwicklungszyklus der Reblaus *Viteus vitifolii*. (Aus DIEHL-WEIDNER). Erklärung siehe Text S. 259.

Überordnung: Neuropteroidea

23. Ordnung: Megaloptera, Schlammfliegen

mit den artenarmen Familien Corydalidae und Sialidae (Fig. 213 a, d, e).

24. Ordnung: Raphidioptera, Kamelhalsfliegen

Zwei Familien Raphidiidae (Fig. 213 b, f) und Inocelliidae mit rund 130 Arten.

25. Ordnung: Planipennia, Netzflügler (Hafte)

16 Familien darunter Coniopterygidae, Mantispidae (Fanghafte, Fig. 213 g), Hemerobiidae, Chrysopidae (Florfliegen z.B. *Chrysopa*, Fig. 129 i, 213 c), Nemopteridae und Myrmeleonidae (Ameisenlöwen), und Ascalaphidae (Schmetterlingshafte). Etwa 8000 bis 10000 Arten.

Der **Habitus** der Neuropteren wird in erster Linie bestimmt durch die aderreichen, flächig entwickelten Flügel, die in der Ruhe dachförmig auf den Hinterleib gelegt werden. Winzige bis sehr große Formen, meist unscheinbar gefärbt und von dem bekannten Aussehen der Florfliege oder Schlammfliege (vgl. etwa Fig. 213 d) kommen unter ihnen vor, seltener sind Formen mit schmetterlingsähnlich bunten Flügeln (*Ascalaphus* u. a. Schmetterlingshafte), mit bandförmigen Hinterflügeln (Nemopteridae) und staublausähnliche Kleinformen (Coniopterygidae).

Die **Larven** der Megalopteren und gewisser Planipennier (*Sisyra*) leben im Wasser und atmen bei geschlossenem Tracheensystem durch gegliederte oder un- gegliederte, aus Gliedmaßenanlagen entstandene Tracheenkiemen (Fig. 213 a). Alle anderen Larven sind oligopod und leben auf dem Lande (Fig. 129 i, 213 b, c). Alle Larven sind Räuber.

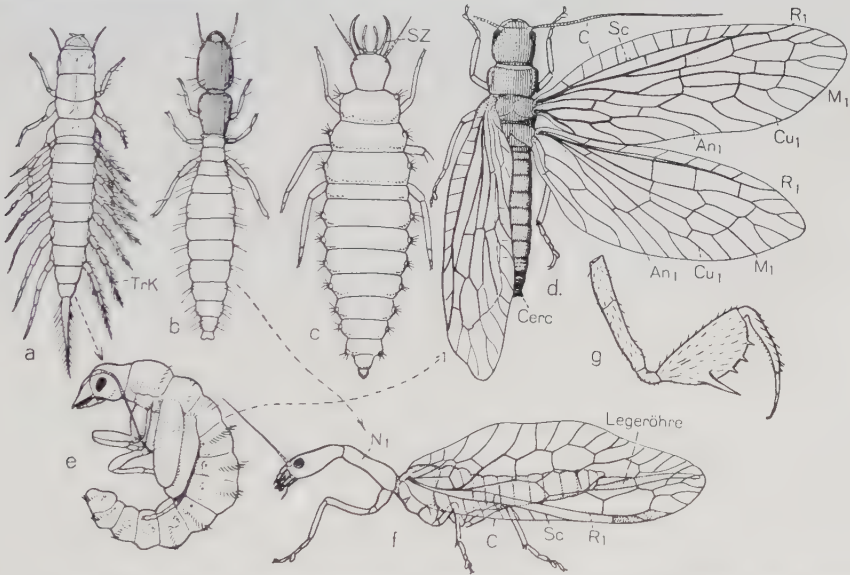


Fig. 213: Neuropteroidea. (Habitusbilder nach den Angaben der Literatur zusammengestellt).

a *Sialis*-Larve, b *Raphidia*-Larve, c *Chrysopa*-Larve (Chrysopidae), d *Sialis*-Imago, links Flügel in Ruhestellung, e *Sialis*-Puppe, f *Raphidia*-Imago, g Vorderbein einer *Mantispa*-Imago (Raubbein). a-d Rückenansichten, e, f Seitenansichten.

Die **Puppen** sind Pupae decticae (Fig. 130 a, 213 e), die in Erdhöhlen (Megaloptera), unter Rinde (Raphidioptera) oder in einem aus dem Sekret der Malpighigefäße der Larve gesponnenen Seidenkokon ruhen. Sie sind verhältnismäßig beweglich, wenigstens in der zweiten Puppenphase, die aber wahrscheinlich nichts anderes ist als eine pharate Imago.

Der meist ausgesprochen prognathe und durch eine Gula ventral verschlossene **Kopf** (Fig. 40 b, a zeigt offenes Hinterhaupt) trägt bei der Larve beißende Mundwerkzeuge, die bei den Planipennierlarven zu Saugzangen umgebildet sind (Fig. 213 c, SZ).

Im Gegensatz zu den gleich benannten Bildungen der Dytiscidenlarven bestehen diese aus den aneinandergelagerten, einen Kanal zwischen sich einschließenden verlängerten Mandibeln und Galeae. Sie fassen die Beute, stechen sie an, entleeren in ihren Körper Verdauungssäfte aus dem Mitteldarm und saugen die gelösten Stoffe durch den gleichen Kanal auf.

Die Galeae und Laciniae der Maxillen sind sonst bei den Larven wie bei den Imagines schwach entwickelt (Fig. 40 a, b), die Glossen und Paraglossen meist zu einer Ligula (Lig) verschmolzen, die bei den Larven in der Regel mit dem Praementum ein Stück bildet (Fig. 40 b).

Die Stemmata der Larven stehen in Gruppen dicht an den Basen der pfriemenförmigen Antennen (Fig. 213 a–c, 40 b). Die letzteren sind bei der Imago, die eukone Komplexaugen hat, homonom vielgliedrig, fadenförmig oder gekämmt (manche Corydaliden), zuweilen auch keulenförmig (Myrmeleoniden). Ozellen kommen bei Vertretern aller drei Ordnungen (in Dreizahl) vor, können aber auch fehlen.

Der **Thorax** ist bei den Megaloptera mit großem, halbschildförmigem Pronotum versehen und, abgesehen von den Spalthüften, überhaupt sehr primitiv (Fig. 213 d). Bei den Raphidioptera ist der Prothorax auffallend verlängert und wird erhoben getragen, was den Tieren ihren Namen Kamelhalsfliegen verschafft hat. Bei den Planipenniern ist der Prothorax verkleinert, und auch der Metathorax erreicht an Größe den Mesothorax nicht ganz.

Vorder- und Hinterflügel (Fig. 213 d, f) sind einander ziemlich gleich, die letzteren bei manchen Planipenniern, am deutlichsten bei den Coniopterygidae, kleiner; die Aderung ist, besonders bei den Planipenniern (mit Ausnahme der Coniopterygidae), sehr reich, Queradern zwischen Subcosta und Costa kommen in größerer Zahl vor, das Analfeld bleibt jedoch klein und ist nicht faltbar. Die beiden Flügelpaare sind auch während des Flugs nicht eng miteinander verbunden, sie haben eine ungefähr gleiche Muskulatur, in der sich direkte und indirekte Flugmuskeln die Waage halten (primitiver Flugtyp, S. 72).

Die **Beine**, die bei den Larven einen ungegliederten Tarsus und zwei Klauen haben, sind bei den Imagines fast durchweg einfache Schreitbeine mit 5gliedrigen und 2klauigen Tarsen, deren 4. Glied bei den Raphidioptera und Megaloptera als Haftorgan lappenförmig erweitert und verkürzt ist (Fig. 213 d, f). Praetarsale Haftvorrichtungen fehlen den Megalopteren und Raphidioptera, kommen aber als Arolien bei den Planipenniern vor. Die Vorderbeine der Mantispiden sind zu erhoben getragenen Raubbeinen umgebildet (Fig. 213 g).

Der **Hinterleib** zeigt wenig Besonderheiten, Reste von Cerci kommen vor (Fig. 213 d), ebenso beim ♂ Harpagonen, und ein allerdings oft nur kleiner Penis, der in einer Tasche (Genitalkammer) verborgen ruht. Bei den ♀♀ der Raphidioptera und mancher Mantispidae (*Plega*) bildet sich aus paarigen Anhängen des 9. Segments eine lange Legeröhre (Fig. 213 f).

Für die **Muskulatur** sind das Vorhandensein eines tergalen Beinremotors und das Fehlen eines Muskels des 1. Pterale charakteristisch.



Das **Bauchmark** zeigt gewöhnlich höchstens eine Verschmelzung des 7. mit dem 8. Abdominalganglion, doch kommen unter den Planipenniern auch Fälle stärkerer Konzentration vor, z.B. bei den Coniopterygiden, wo nur 2–3 freie Abdominalknoten auftreten, und den Myrmeleonidenlarven, wo alle Ganglien vom 3. thorakalen ab zu einer Masse verschmolzen sind. Die Imagines der Myrmeleoniden zeigen das gewöhnliche, primitivere Verhalten.

Der **Darm** zeigt zwar die typische Gliederung, ist aber bei den Imagines, die vielfach nur wenig oder gar keine Nahrung zu sich nehmen, wenig differenziert; der Proventriculus, vor dem ein blindsackförmiger Kropf gelegen ist, trägt innen nie Zähne, sondern höchstens Borsten. Bei den Planipenniern wird die Verbindung zwischen dem Mittel- und Hinterdarm erst in der Puppenzeit hergestellt und die Malpighigefäße der Larve, die als Spinndrüsen fungieren, treten mit ihren Enden in eigenartig enge Verbindung mit dem Rectum. Die Zahl der Malpighigefäße ist 6 oder 8; Rectalpapillen sind, in drei Reihen zu je zweien geordnet, vorhanden. Die Labialdrüsen haben Schlauchform mit oder ohne Nebenschläuche, sie können bei den Larven fehlen. Duftdrüsen und Wachsdrüsen können an verschiedenen Hautstellen auftreten.

Die **Ovarien** sind kammförmig oder (bei manchen Planipenniern) büschelförmig, die Ovariolen sind bei den Megaloptera und Raphidioptera, wo sie sehr zahlreich sind, telotroph, bei den Planipenniern, wo jedes Ovar nur 8–24 Eiröhren hat, polytroph. Die Geschlechtsöffnung ist bei den Raphidioptera doppelt, auch sonst sind die Geschlechtswege kompliziert gebaut, Bursae sind gewöhnlich vorhanden, das Receptaculum ist nicht selten paarig, Anhangs-(Kitt-)Drüsen kommen regelmäßig vor.

Die **Hoden** sind paarig und getrennt, kamm- bis büschelförmig mit 5–20 kurzen Follikeln. Die Ausmündungsvorrichtungen sind fast durchweg verwickelt gebaut, mit zahlreichen Anhängen und Erweiterungen teils drüsiger Natur versehen, von denen offenbar die Hüllen der regelmäßig zur Samenübertragung verwendeten Spermatophoren gebildet werden. Von Parthenogenese oder Viviparie ist nichts bekannt.

Das Ei hat einen Kopfrumpfkern mit kleiner Segmentbildungszone (*Sialis*, *Chrysopa*) (Fig. 111c).

#### Überordnung: Coleopteroidea

Diese Gruppe wird dadurch gekennzeichnet, daß der Metathorax den Mesothorax an Größe übertrifft und dementsprechend die Hinterflügel den Antrieb beim Flug liefern. Es kommen niemals orthopteroide Legeapparate vor.

### 26. Ordnung: Coleoptera, Käfer (Fig. 214–217)

Die Käfer sind mit rund 300 000 Arten die artenreichste Insektenordnung. Da man ihre Stammesgeschichte und damit die verwandtschaftlichen Verhältnisse ihrer Gruppen nicht sicher kennt, weichen die von den verschiedenen Autoren aufgestellten Systeme oft weit voneinander ab. In neuerer Zeit neigt man vor allem zu einer weiteren Aufspaltung der Familien. Liegt die Zahl der alten Familien schon über 100, so erreicht sie bei neueren Autoren fast 200. Auch ihre Reihenfolge ist nicht einheitlich. Zu der früher üblichen Unterteilung in 2 Unterordnungen werden jetzt oft noch 2 weitere kleine Unterordnungen hinzugefügt, die Archostemata (Cupedidae, Micromalthidae) und Myxophaga (Lepiceridae, Sphaeriidae, Hydroscaphidae), deren Berechtigung allerdings vielfach bestritten wird. Sicher ist jedenfalls die Einteilung der Hauptmasse der Käfer in 2 Unterordnungen:

1. **Unterordnung: Adephaga** mit etwa 12 Familien, darunter die Cicindelidae (Sandlaufkäfer), Carabidae (Laufkäfer, Fig. 45), die allerdings von manchen Autoren in etwa 44 Familien aufgeteilt werden, Haliplidae (Wassertreter, Fig. 239a), Dytiscidae (Schwimmkäfer, Fig. 239c), Gyrinidae (Tauschkäfer, Fig. 239b), Paussidae und Rhysodidae.

2. **Unterordnung: Polyphaga** mit den Familienreihen und Überfamilien (für die zahlreichen Familien sind nur Beispiele angegeben):

**Staphyliniformia:** Hydrophiloidea (Hydrophilidae, Kolbenwasserkäfer), Histeroidea (Histeridae, Stutzkäfer), Staphylinoidea (Silphidae, Aaskäfer Fig. 131; Platypsyllidae, Biberflöhe, Fig. 238c; Staphylinidae, Kurzflügler, Fig. 131; Pselaphidae, Palpenkäfer).

**Lamellicornia:** Scarabaeoidea (Lucanidae, Hirschkäfer, Fig. 157b; Passalidae, Zuckerkäfer; Scarabaeidae, Blatthornkäfer, Fig. 129h).

**Dascilliformia:** Dascilloidea (Dascillidae), Byrrhoidea (Byrrhidae, Pillenkäfer), Dryopoidea (Dryopidae, Hakenkäfer), Rhipiceroidea (Rhipiceridae), Buprestoidea (Buprestidae, Prachtkäfer, Fig. 129l), Elateroidea (Elateridae, Schnellkäfer), Cantharoidea (= Malacodermata) (Cantharidae, Weichkäfer; Lampyridae, Leuchtkäfer, Lycidae). – Buprestoidea und Elateroidea werden auch als Sternoxia zusammengefaßt.

**Bostrychiformia:** Dermestoidea (= Brachymera) (Dermestidae, Speckkäfer), Bostrychoidea (Anobiidae, Klopff- oder Nagekäfer; Ptinidae, Diebkäfer; Bostrychidae, Holzbohrkäfer; Lyctidae, Splintholzkäfer).

**Cucujiformia:** Cleroidea (Cleridae, Buntkäfer), Lymexylonoidea (Lymexylonidae, Werftkäfer), Cucujoidea (Clavicornia: Nitidulidae, Glanzkäfer; Cryptophagidae, Schimmelkäfer; Coccinellidae, Marienkäfer, Fig. 245, Lathridiidae, Moderkäfer. – Heteromera: Byturidae, Himbeerkäfer; Tenebrionidae, Dunkel- oder Schwarzkäfer, Fig. 242; Mordellidae, Stachelkäfer; Rhipiphoridae, Fächerkäfer; Pyrochroidae, Feuerkäfer; Meloidea, Blasenkäfer), Chrysomeloidea (= Phytophaga) (Cerambycidae, Bockkäfer; Bruchidae, Samenkäfer; Chrysomelidae, Blattkäfer), Curculionoidea (= Rhynchophora) (Anthribidae, Breitrüßler oder Maulkäfer; Brentidae, Langkäfer; Curculionidae, Rüsselkäfer, die vielfach in mehrere Familien aufgeteilt werden, Fig. 129k, 130c; Scolytidae, Borkenkäfer).

Die Käfer waren bereits im Perm mit mehreren Arten vertreten. Jetzt sind sie über alle Lebensräume der Erde verbreitet, in denen überhaupt Insekten vorkommen.

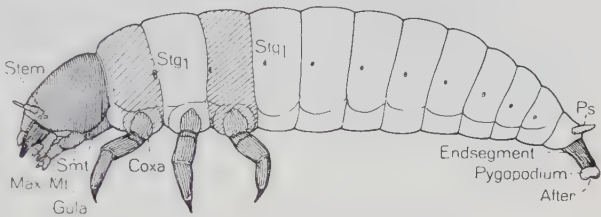
Sie sind **typische Euholometabola**, mit Ausnahme der hypermetabolen Meloiden, bei denen zudem, wie bei manchen anderen Formen, verschieden gestaltete Larvenstadien aufeinanderfolgen (Polymetabola). Die Zahl der **Larvenstadien** ist 3 bis 6, selten kommen mehr Stadien vor, zuweilen liegt die Zahl der Stadien nicht fest (S. 225).

Die Larven leben als Räuber, wie das bei den Adephagen die Regel ist und auch bei gewissen Polyphagen vorkommt (Lampyriden, manche Silphiden u.a.), als Aasfresser (andere Silphiden), von Dung (Scarabaeiden unter den Lamellicorniern) und anderen toten organischen Stoffen (Dermestiden), in Moder, von Blättern (Chrysomeliden), Wurzeln (Engerlinge vieler Lamellicornier) oder minierend in unverholzten oder verholzten Pflanzenteilen (Buprestiden, Cerambyciden, Curculioniden, Scolytiden, Bruchiden), auch in Pilzen. Einige Formen sind Wasserbewohner (Dytisciden, Hydrophiliden, Gyriniden u.a.). Auch Parasiten im Fell von Säugetieren kommen vor (*Platypsyllus*, Fig. 238c, S. 414).

Der mannigfaltigen Lebensweise entspricht eine ungewöhnliche Formenfülle (Fig. 214). Ursprüngliche Gruppen, wie die Adephagen, die Staphyliniden und Silphiden, haben oligopode Larven mit wohlentwickelten Beinen und gestrecktem Körper (Fig. 131a, b), während unter den Polyphagen auch kurz- oder stummelbeinige Larven vorkommen, die vielfach plump gebaut sind (Chrysomeliden,

Elateriden, Engerlinge der Lamellicornier, Fig. 129h, Cerambyciden) und zu den apoden Maden überleiten, die vor allem minierenden Formen zukommen (Buprestiden, Fig. 129l; Curculioniden, Fig. 129k; Scolytiden u.a.). Auch bei den letzteren sind die Larven aber in der Regel eucephal, d.h. ihre Kopfkapsel bleibt umfangreich und stark sklerotisiert. Der Rumpf dagegen ist meist weichhäutig, doch können auch Sklerite größeren oder geringeren Umfangs auftreten, wobei die sonst vorwiegend helle Färbung dunkler werden kann. Der Rumpf ist homonom segmentiert (Fig. 214), die Beine sind, wenn vorhanden, oft unvollkommen gegliedert. Das Abdomen trägt häufig am 9. Segment ungegliederte Pseudocerci oder Urogomphi (Ps), weiter hinten folgt das oft einziehbare Endsegment, an dessen Spitze der After und nicht selten eine zuweilen in zahlreiche Schläuche aufgelöste, ausstülpbare, meist paarige Blase, das Pygopodium, sich befindet, das als Nachschieber bei der Fortbewegung dient. Auch an anderen Abdominalringen können Stempolster und sonstige Hautbildungen (Borsten, Zapfen) auftreten, die, besonders bei minierenden Formen, die Fortbewegung unterstützen.

Fig. 214: Seitenansicht einer schematisch verallgemeinerten Coleopterenlarve vom oligopoden Typ mit Stemmata (Stem), Pseudocerci (Ps) und Pygopodium. Pro- und Metathorax weit schraffiert, sklerotisierte Teile eng schraffiert. Max = Maxille, Mt = Mentum, Smt = Submentum, Stg = Stigma.



Die **Puppe** ist in der Regel eine Pupa exarata libera, die in einem von der Larve gehöhlten und austapezierten Hohlraum, der Puppenwiege, oder in einem aus dem Sekret der Malpighigefäße und (meist) eingelagerten Fremdkörpern hergestellten Kokon ruht und unpigmentiert ist. Seltener, z.B. bei den Coccinelliden, kommen freihängende, buntgefärbte Pupae obtectae vor.

Die **Körpergröße der Imagines**, die eine ebenso wechselnde Lebensweise wie die Larven zeigen, schwankt in den weitesten Grenzen von nicht einmal millimeterlangen Zwergen bis zu den Riesen unter den Dynastinen (Lamellicornier) und Cerambyciden, die über 15 cm Länge erreichen. Die **Formtracht** wird durch ein äußerst verschiedenes Längen-Dicken-Breitenverhältnis des Körpers, durch verschiedenartige Skulptur, Behaarung (auch Schuppen kommen bei Scarabaeiden, Dermestiden, Tenebrioniden und Curculioniden vor), durch Hornbildungen und durch verschiedenartige Gestaltung und Länge der Anhänge sehr mannigfaltig, und auch die **Farbtracht** wechselt sehr. Vorherrschend ist allerdings düstere Färbung, doch kommen auch lebhaft pigmentierte und auffällige Zeichnungsmuster (Flecken, Binden, Streifen), vor allem auf den Flügeldecken, vor. Metall- oder Schillerfarben sind in manchen Gruppen geradezu die Regel, so bei den Carabiden, den Buprestiden, den Chrysomeliden und bei vielen Lamellicorniern (Scarabaeidae, Cetoniinae). Trotz all dieser Unterschiede sind aber Käfer als solche meist leicht zu erkennen, teils an der fast durchweg stark sklerotisierten Körperdecke, deren Endokutikula aus Balkenlagen geschichtet ist und die sehr drüsenreich ist, vor allem aber an der eigentümlichen Ausbildung des Thorax und der Vorderflügel, die den Habitus der Käfer in erster Linie bestimmen.



Der Kopf der Imago, der prognath, meist etwas in den Thorax eingesenkt und in der Halsgegend wenig eingeschnürt ist, hat ein durch eine Gula (Fig. 215a, c) verschlossenes Hinterhaupt, das, wie die Prognathie, auch den meisten Larven zukommt. Die Antennen, die bei den Larven gewöhnlich sehr kurz bleiben, sind bei der Imago höchstens 10–11gliedrig, im einfachsten Fall lang fadenförmig (Carabiden), vielfach aber gesägt (Elateriden), gekämmt, keulenförmig (Silphiden), blätterförmig (Lamellicornier, Fig. 37k) oder auch gekniet keulenförmig (Curculioniden, Fig. 216d). Ozellen fehlen meist, die Komplexaugen, die z. B. bei Höhlenbewohnern fehlen können (S. 423), sind akon (Staphyliniden, Silphiden), eukon (z. B. Adepagen, Lamellicornier) oder pseudokon mit kutikularem Konus (Fig. 74, 15–17 Dermestiden, Elateriden, Malacodermata). Bei den Larven können Stemmata in Mehrzahl vorkommen oder fehlen. Die Mundwerkzeuge sind im typischen Fall orthopteroid kauend, in Einzelheiten verschieden je nach der Ernährungsweise.

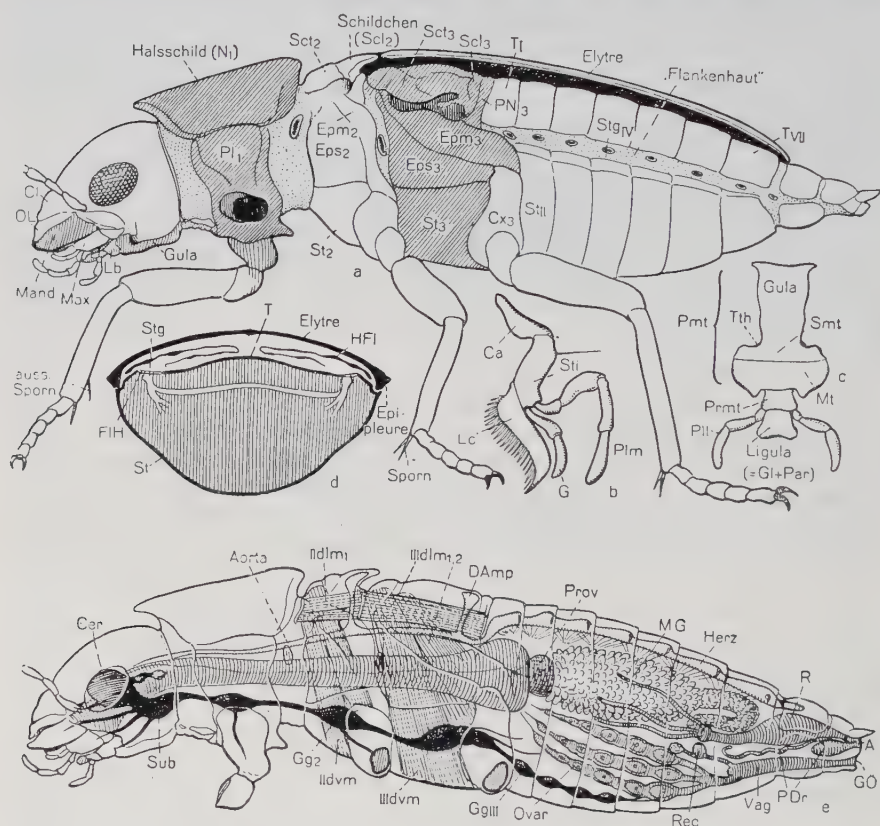


Fig. 215: Coleoptera-♀, Bauplan (Adepagen).

a Seitenansicht, linke Flügel entfernt, rechte in Ruhelage, linkes Vorderbein entfernt. Pro- und Metathorax schraffiert. b Maxille einer Carabide. c Labium eines Käfers mit Gula und Ligula (s. Text). d Querschnitt durch ein mittleres Hinterleibssegment. e Schema der inneren Organisation zu a, in der üblichen Darstellung. Abkürzungen s. Text und S. IX–XI.

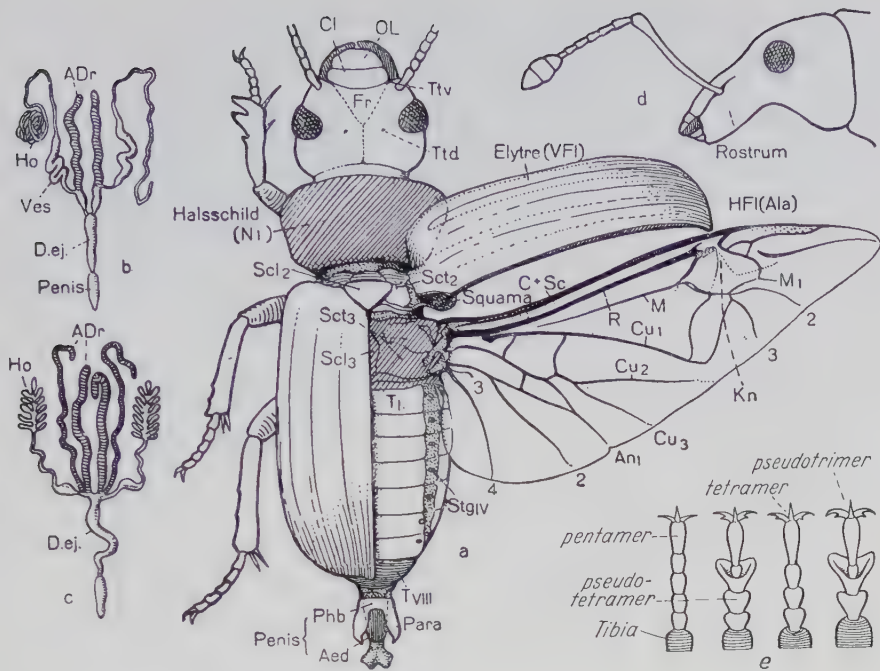


Fig. 216: Coleoptera-♂.

a Schematisierte Dorsalansicht eines Adephagen-♂ mit Grabvorderbeinen, rechte Flügel ausgebreitet, linke in Ruhelage (die Spitze des nach rechts umgeknickten linken Hinterflügels ist nicht dargestellt (Aderbezeichnung nach MEIXNER), vielfach werden die Analadern von der hier als Cu<sub>2</sub> bezeichneten Ader ab gerechnet), äußere Geschlechtsorgane eines Adephagen-, c eines Polyphagen-♂. Schemata. d Kopf einer Curculionide in Seitenansicht. e Verschiedene Tarsenformen von Käfern. (Schemata. b, c nach IMMS).

An Besonderheiten kommt bei den Curculioniden, deren Vorderkopf zu einem rüsselartigen Rostrum verlängert ist (Fig. 216d), eine der Basis der Mandibel angeschlossene Postmola vor, ein beweglich basal an die Mola angeschlossener, mit unechten Haaren besetzter Fortsatz, der in das Cibarium hineinhängt und die Nahrung schlundabwärts stopft. Die Galea der Coleopteren ist häufig zweigliedrig (Fig. 215b, G), die Glossen sind miteinander oder auch mit den Paraglossen verschmolzen und bilden im letzteren Fall eine einheitliche Ligula (Fig. 215c). Besonders bei den Larven ist die Ligula häufig mit dem Praementum verschmolzen, und auch bei der Maxille kommen unbeweglich am Stipes sitzende Ladenteile vor. Eigenartige Abwandlungen des orthopteroiden Mandibeltyps sind die **Saugzangen** der Dytiscidenlarven, die von einem Kanal durchbohrte spitze Gebilde darstellen, geeignet, in Beutetiere einzudringen und ihrem Körper (durch eingespritzte Verdauungssäfte) gelöste Stoffe saugend zu entnehmen (Lampyrinenlarven s. S. 99, vgl. auch Planipennierlarven S. 362). Einige andere Beispiele für extrem spezialisierte, auf eine bestimmte Ernährungsweise eingestellte Mundwerkzeuge: Der Bürst-, Filter- und Preßapparat der *Helodes*-Larven, aus den Mandibeln, Maxillen, Präoralhöhle und Hypopharynx bestehend und zum Absammeln von Detritus und Algen an Steinen unter Wasser geeignet. Leckend-saugende Mundteile bei den Imagines von Cerambyciden, Lucaniden u. a. Lamellicorniern, bei tropischen Meloiden der Gattung *Leptopalpus* und *Nemognatha* bis zur

Ausbildung eines Saugrüssels gesteigert. Vorschnellbares, in der Ruhe in den Kopf eingezogenes Labium der *Stenus*-Arten (Staphyliniden), als Leimrute zum Fang von Milben und Collembolen wirkend (an den Glossen münden Klebdrüsen aus).

Der **Thorax** (Fig. 215a, 216) ist zunächst durch den ziemlich frei beweglichen Prothorax gekennzeichnet, dessen Notum ein umfangreiches, seitlich meist kantiges Halsschild bildet. Die Pleuren ( $Pl_1$ ) sind mit diesem und dem kleineren Sternum zu einem Komplex verschmolzen; sie liegen bei den Adephagen oberflächlich, während sie bei den Polyphagen ins Innere des Segments verlagert sind (Cryptopleurie) (gutes Unterscheidungsmerkmal der beiden Unterordnungen siehe Fig. 217). Unter den geflügelten Segmenten ist der Mesothorax weit kleiner als der Metathorax, dessen Flügel die Hauptlast des Flugs tragen.

Die Vorderflügel sind zu **Elytren** (Deckflügeln) umgebildet, d.h. sie sind bis auf ein häutiges Lappchen am Hinterrand (die Squama, Fig. 216a) vollkommen starr, ohne ausgeprägte Adern, ihre Oberseitenlamelle, die besonders dick ist, ist mit der Unterseitenlamelle durch Columnae (S. 25, Fig. 11) vernietet. Die Elytren bilden, wenn sie in der Ruhelage nach hinten gelegt sind, eine vollkommene Decke über den gefalteten Hinterflügeln und dem weichen Dach des Hinterleibs (Fig. 215d, 216a), wobei sie miteinander, mit den Rändern des Abdomens und mit dem zwischen dem Halsschild und den Flügeldeckenblasen sichtbaren dreieckigen Schildchen (dem Mesoscutellum [ $Sc_2$ ]) durch Gesperre und andere Vorrichtungen sicher verbunden sind. Während des Flugs werden die Elytren entweder abgespreizt getragen, bleiben dabei aber flugtechnisch fast bedeutungslos, oder sie können, nach Aufspreizen der allein aktiven Hinterflügel, dem Körper wieder angelegt werden (Rosenkäfer). Die damit erreichte, bei Formen mit stummelförmigen Elytren (Staphyliniden) auch anatomisch verwirklichte funktionelle Zweiflügligkeit bedeutet eine technische Verbesserung des **Coleopterentyps** des Fluges, bei dem der Antrieb stets allein von den **Hinterflügeln** geliefert wird. Diese sind länger als die Elytren, häutig und durch eine eigentümlich abgeänderte Aderung ausgezeichnet, die wenigstens eine Querknickung an der in Fig. 216 mit Kn bezeichneten Stelle neben einer Längsfaltung des wenig umfangreichen Analfeldes gestattet. Dadurch finden die Hinterflügel, die auch als Alae bezeichnet werden, in der Ruhe unter den Elytren Platz (Fig. 215d, 216a).

Die Ausbildung der Aderung der Hinterflügel ist bei Adephaga und Polyphaga verschieden (Fig. 217). Bei ersteren enthält sie vier kleine Zellen (Radial-, Radio-Medial-, Medio-Cubital- und Anal-Zelle), die durch Queradern zwischen den Hauptlängsadern Radius, Media und Cubitus gebildet werden. Bei letzteren fehlen die Queradern oder bilden keine Zelle, und können zwei Typen unterschieden werden: Beim Staphylinidentyp laufen alle Längsadern frei aus, während beim Cantharidentyp Media und Cubitus vor dem Flügelrand ohne Bildung einer Querader zusammenlaufen.

**Reduktion** der Hinterflügel unter Verlust der Flugfähigkeit ist häufig (z.B. bei den Carabiden). Auch die Elytren können stark verkürzt werden, wie z.B. bei den Staphyliniden, doch leidet darunter die Flugleistung nicht, wenn nicht auch die Hinterflügel rückgebildet sind wie bei *Meloë* und den Weibchen der Lampyriden. Rückbildung der Hinterflügel ist meist mit geringer «Schulterbreite» verbunden, d.h. die vordere Lateralecke der ruhenden Elytre ist weniger ausgeprägt als sonst (Fig. 241).

Die Gliederung des Stammes der flügeltragenden Segmente geht aus Fig. 215a hervor, die Sterna ( $St_{2,3}$ ) sind umfangreich, die Pleuren mit ihnen durch präcoxale Brücken verbunden. Die indirekte Flugmuskulatur ist besonders im Metathorax stark, hier finden sich



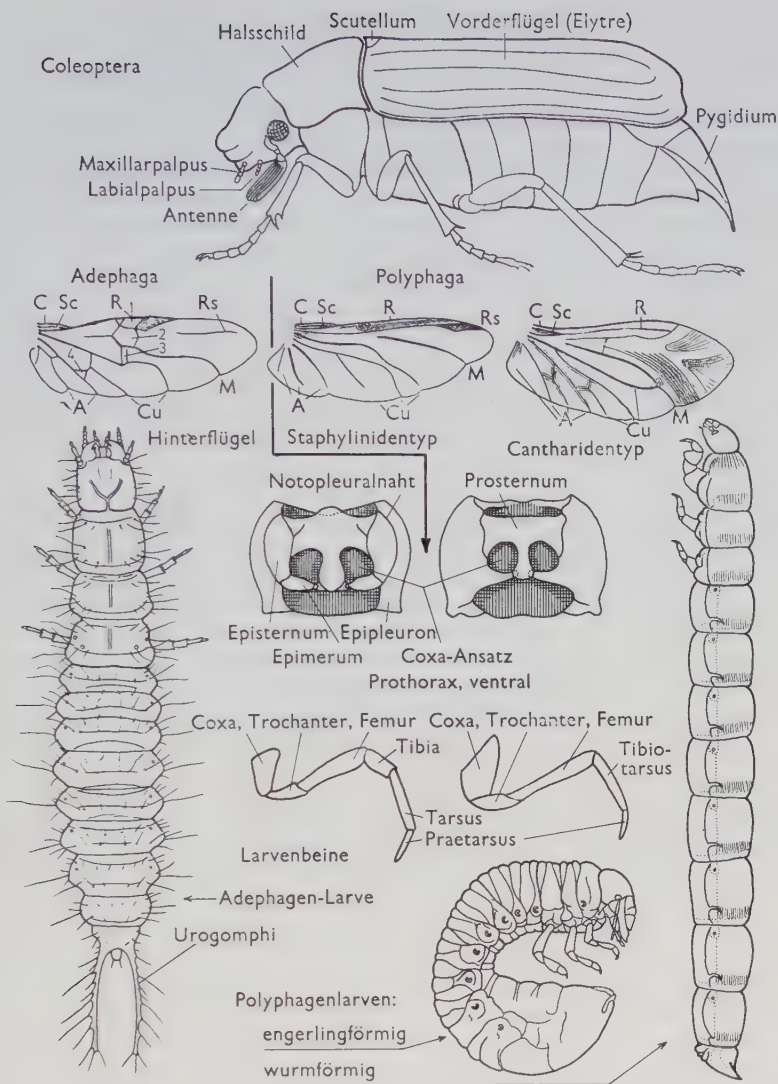


Fig. 217: Unterschiede der beiden Käferunterordnungen Adephaga und Polyphaga im Imago- und Larvenstadium.

Oben ein Scarabaeide (Polyphaga), die Adephagenlarve ist die Larve des Laufkäfers *Somotrachus unifasciatus*, die langgestreckte Polyphagenlarve *Blaps* (Tenebrionidae) und die gebogene ein Engerling eines Scarabaeiden (Maikäfer). 1 = Radial-, 2 = Radio-Medial-, 3 = Medio-Cubital- und 4 = Analzelle. (Aus WEIDNER 1971).

auch kräftige laterale dorsale Längsmuskeln (III dlm<sub>2</sub>), die die Dorsoventralmuskeln (III dvm) als Flügelheber unterstützen und wie diese schräg nach vorn zum Tergum aufsteigen. Dieser Richtung entspricht die fast horizontale Lage der Pleuralnaht.

Die **Beine** sind durch große, oft teilweise in die Sternopleuralteile eingesenkte Coxen gekennzeichnet. Die Hintercoxen sind seitlich stark ausgezogen und platten- bis walzenförmig. Die Gliederung der Beine ist vollständig, die Schiene ist meist am Ende mit Spornen versehen, deren einer als äußerer Sporn etwas basalwärts rücken kann. Der Tarsus, der bei den Larven der Adephaga als selbständiges Glied vorhanden, bei denen der Polyphaga aber reduziert oder mit dem Tarsus verschmolzen ist (Fig. 217), ist bei der Imago (Fig. 216e) primär fünfgliedrig (pentamerer Tarsus), doch kommt es nicht selten zur Reduktion des Basalglieds (tetramer), zu einer versteckten Lage des 4. Glieds in einer Höhlung des 3. (pseudotetramer) oder einer Kombination beider Fälle (pseudotrimer), seltener gar zu weiteren Rückbildungen. Der Prätarsus trägt fast immer zwei Krallen und ein Empodium, das meist borstenförmig ist. Haftvorrichtungen kommen außerdem an den Klauen (Nebenklauen u.a.) sowie, als umgewandelte Haare, an den Tarsengliedern vor (vgl. S. 273). Die Krallen an den Tarsen der Larven sind bei den Adephaga paarig und bei den Polyphaga offenbar infolge Verschmelzung einfach. Oft können sie auch ganz fehlen.

Die Beine, die ursprünglich Schreitbeine sind, können zu Grabbeinen (Vorderbeine bei gewissen Carabiden und Scarabaeiden, Schema Fig. 216a), Sprungbeinen mit verdickten Schenkeln (Hinterbeine der Halticinen unter den Chrysomeliden) oder zu Ruderbeinen umgewandelt sein. Letzteres gilt am ausgeprägtesten von den Mittel- und Hinterbeinen der Gyriniden, die platte, kurze, mit spreizbaren Borstenfächern besetzte Flossenbeine darstellen (Fig. 239). Auch der Tarsus erleidet bei solchen Spezialformen von Beinen oft erhebliche Abänderungen, er kann bei den Grabbeinen weitgehend reduziert werden, bei den Ruderbeinen die Klauen z. T. einbüßen usw. Bei den *Sisyphus*-Arten (Scarabaeiden) werden die Tarsen der Mittelbeine beim Flug erhoben getragen und schnell kreiselförmig bewegt. Sie dienen bei diesen Formen, bei denen die Elytren angelegt getragen werden, als Kreiselsstabilisatoren (S. 118).

Das **Abdomen** ist an Umfang dem Thorax gleich und basal nicht eingeschnürt. Das erste abdominale Sternum ist fast immer rückgebildet, und auch das zweite ist nicht selten verkleinert, im Zusammenhang mit der starken Ausdehnung der metathorakalen Sternopleuralteile nach hinten (Fig. 215a). Im übrigen sind die Sterna (St, Fig. 215d) stark sklerotisiert, sie bilden jederseits eine scharfe Kante, auf der in der Ruhe die Elytrenränder ruhen, deren umgefaltete Lateralränder (Vorderränder) als „Epipleuren“ von der Ventralseite sichtbar bleiben. Die Sterna reichen noch auf die flache Rückenseite hinauf, die aus mäßig stark sklerotisierten Terga (T) und schmalen, die Stigmen enthaltenden Flankenhäuten (FIH) besteht.

Die letzten Abdominalsegmente vom 8. ab sind anders gestaltet, das 8. ragt als Pygidium (Afterschild), auch dorsal stark sklerotisiert, oft über die Elytren hinaus (Fig. 217), doch kann auch das 7. sich entsprechend verhalten; vom 9. ab sind die Segmente teilweise rückgebildet und in der Ruhe eingezogen, um bei der Eiablage oder Kopulation vorgestülpt zu werden (s. unten). Verwachsungen der Sternite kommen auch im vorderen Teil des Abdomens vor.

**Stridulationsorgane** sind bei vielen Polyphaga, z. T. auch bei ihren Larven, an verschiedenen Körperstellen vorhanden, Putzvorrichtungen sind an den Vorderbeinen häufig. Eine eigenartige **Sprungvorrichtung**, bestehend aus einem Dorn des Prosternums und einer Grube des Mesosternums, besitzen die Elateriden (Schnellkäfer). Sie tritt in der Rückenlage in Tätigkeit, der Dorn schnappt in die Grube,

und durch die plötzliche Verschiebung des Schwerpunkts wird das Tier im Bogen in die Bauchlage geschleudert. Über die biologische Bedeutung dieses Apparats besteht noch keine Klarheit.

Die **Bauchganglien**kette zeigt bei primitiven Larven, abgesehen von der bereits beim Embryo eintretenden Verschmelzung der drei hinteren Abdominalganglien, die typische Gliederung, bei manchen Larven (z.B. Engerlinge) und bei den meisten Imagines findet eine stärkere Konzentration der Abdominalganglien und vielfach eine Verschmelzung vorderer Abdominalganglien mit dem Metathoraxganglion statt (Fig. 215e), so daß hier die segmentale Lagerung der Ganglien nicht mehr gewahrt bleibt. Das Gehirn ist nicht besonders differenziert und zeigt ziemlich primitive Pilzkörper. Die Corpora cardiaca und allata sind paarig, Prothorakaldrüsen kommen vor.

Der **Darm** ist bei den Larven und Imagines sehr verschieden gestaltet, je nach der Ernährungsweise. Bei den Adephagen ist der Ösophagus lang und am Ende zum Kropf erweitert (Fig. 215e), bei den Polyphagen kurz und meist ohne Kropf. Mehr oder minder stark ausgebildet und mit verschiedenen starken Intimabildungen ausgestattet ist der Proventriculus (Prov), der Mitteldarm ist oft in verschiedene Abschnitte geteilt, mit Blindsäcken versehen, meist durch zahlreiche außen vorstehende Regenerationskrypten ausgezeichnet und beherbergt häufig Symbionten (S. 508). Der Hinterdarm, an dessen Anfang die vier, (fünf) oder sechs Malpighigefäße stehen, die bisweilen verzweigt und bei Formen mit Trockenfutter mit ihren Endteilen häufig an die Rectalwand angeschlossen sind (S. 102), ist ebenfalls häufig in Abschnitte geteilt, unter denen vor allem regelmäßig ein erweitertes Rectum vorkommt. Rectalpapillen sind bei Carabiden und Silphiden nachgewiesen. Neben dem After münden die weitverbreiteten Pygidialdrüsen (PDr) aus, die ein übelriechendes Sekret abgeben. **Speicheldrüsen** (Mandibular- oder Labialdrüsen) finden sich als einfache Schläuche oder (meist) als traubige Gebilde, bei vielen Larven und Imagines, sie fehlen den Carabiden und anderen Adephagen, die die Verdauungssäfte des Mitteldarms über die Nahrung ausbrechen und diese so extraintestinal aufschließen. **Drüsenreichtum** der Haut ist ein Kennzeichen der Käfer: außer diffus verteilten Drüsenelementen kommen an den verschiedensten Stellen des Rumpfs und sogar an den Elytren komplexe Drüsen vor, die oft mit komplizierten Hilfsapparaten versehen und zuweilen ausstülpbar sind.

Das **Tracheensystem** mündet im einfachsten Fall durch die typischen 10 Stigmenpaare nach außen, doch kommt es bei den landlebenden Larven in der Regel zu einem Verschuß des 2. thorakalen Paares, bei den Imagines und bei manchen Larven sind oft auch abdominale Stigmen rückgebildet. Die typische Lage der Stigmen (Stg) ergibt sich aus den Figuren 214–216, ihr feinerer Bau ist überaus mannigfaltig, sekundäre Atrialpforten sind häufig entwickelt. Das Tracheensystem selbst enthält laterale Längsstämme und bei der Imago oft zahlreiche Luftsäcke. Auch die wasserlebenden Käfer und die meisten ihrer Larven atmen durch offene Stigmen, der Vorrat an Atemluft wird bei den ersteren unter den Elytren, bei den letzteren in erweiterten Tracheenstämmen unter Wasser genommen. Einige unter Wasser lebende Käfer zeigen Plastronatmung (s. S. 153), die *Donacia*-Larven versenken ihre auf dolchartigen Fortsätzen sich öffnenden Stigmen in die Lufträume von Wasserpflanzen, die Gyrinidenlarven haben abdominale Tracheenkiemen, die Psepheniden-Puppen büschelförmige, als Ausstülpungen der Wand der Stigmenkammer entstandene Röhrenkiemen.



Das Herz durchsetzt das Abdomen vom 8. bis zum 1. Segment und hat in jedem Segment ein Ostien- und ein Flügelmuskelpaar. Im Thorax scheinen regelmäßig von der Aorta große Dorsalampullen (DAmP) zum Meso- und Metascutellum emporzusteigen.

Bei den Lampyriden (Leuchtkäfer) und manchen Elateriden der Tropen kommen **Leuchtorgane** vor, die im Thorax und Abdomen gelegen sein können. Exsudation aus den Kniegelenken ist bei Coccinelliden, Meloiden und anderen Formen zu verzeichnen, die Cantharidin oder andere Giftstoffe im Blut führen. Formen mit einseitig pflanzlicher (trockener) Kost beherbergen oft Pilze oder Bakterien als Symbionten im Darm oder in Myzetomen (S. 508).

Die **Geschlechtsorgane** zeigen eine ungewöhnliche Vielgestaltigkeit. Die Hoden (Fig. 216b, c) sind bei den Adephagen einfach tubulös und aufgeknäuelte, bei den Polyphagen büschelförmig oder traubig, mit mehr oder minder zahlreichen Tubuli. Die Vasa deferentia sind meist zu Vesiculae seminales (Ves) erweitert, ein oder zwei Paare von Anhangsdrüsen (ADr) münden in sie. Der Ductus ejaculatorius öffnet sich in einen Penis, der, allerdings mit zahlreichen Abwandlungen, die typische Gliederung in Phallobasis und Aedeagus (Aed) zeigt, gewöhnlich an der Phallobasis (Phb) Parameren (Par) trägt und in einer Genitalkammer liegt, die auch den After aufnimmt. Die Ovarien sind kammförmig, traubig oder büschelförmig, ihre Eiröhren bei den Adephagen polytroph, bei den Polyphagen telotroph gebaut. Ein unpaares Receptaculum (Rec), meist mit Anhangsdrüse, mündet in die Vagina, die mit der Anlage des 9. Segments, der Genitaltasche (3. im Schema Fig. 104f) verschmolzen ist.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt demnach, wie die männliche, am Hinterrand des 9. abdominalen Sternums, in der Ruhe durch Einziehung der Endsegmente, die bei vielen Formen eine teleskopartig ausziehbare Legeröhre bilden, versteckt. Ein orthopteroider Legeapparat kommt niemals vor, dagegen gibt es bei einzelnen Formen, z. B. den Dytisciden, eine analoge Legevorrichtung, die aber morphologisch mit jenem nichts zu tun hat. Im übrigen ist auch der weibliche Geschlechtsapparat außerordentlich verschiedengestaltig, besonders was die Aufnahmeorgane für das Sperma anlangt, das bei den meisten Käfern in Gestalt von Spermatophoren in eine neben der Geschlechtsöffnung gelegene oder (meist) aus der Vagina herausgestaltete Bursa copulatrix eingeführt wird.

Parthenogenese kommt bei gewissen Curculioniden und Chrysomeliden als Thelytokie vor, Viviparie mit Ovariolenfruchtbarkeit findet sich z. B. bei einigen *Chrysomela*-Arten. Bei den Micromalthiden gibt es einen komplizierten Generationswechsel mit Paedogenese.

## 27. Ordnung: Strepsiptera, Fächerflügler (Fig. 163 a, 218, 219)

1. Unterordnung: Mengenillidia mit der Familie Mengenillidae.

2. Unterordnung: Stylopodia mit 8 Familien, darunter Halictophagidae, Elenchidae und Stylopidae.

Die noch unvollständig erforschte, nur hinsichtlich des Baues der Männchen sehr einheitliche Gruppe, wurde vielfach zu den Coleoptera gestellt oder von ihnen abgeleitet, was nur möglich war, solange man ihre Morphologie nur oberflächlich kannte. Ihre Stellung im System ist noch unklar. Es handelt sich jedenfalls um eine alte Gruppe, die sich schon im Mesozoikum spezialisiert haben muß und vielleicht von altertümlichen Holometabola abgeleitet werden kann. Sie besteht aus kleinen Formen, die wenigstens in gewissen Stadien entoparasitisch im Abdomen von Saltatoria, Mantodea, Hemiptera, Aculeata, Diptera

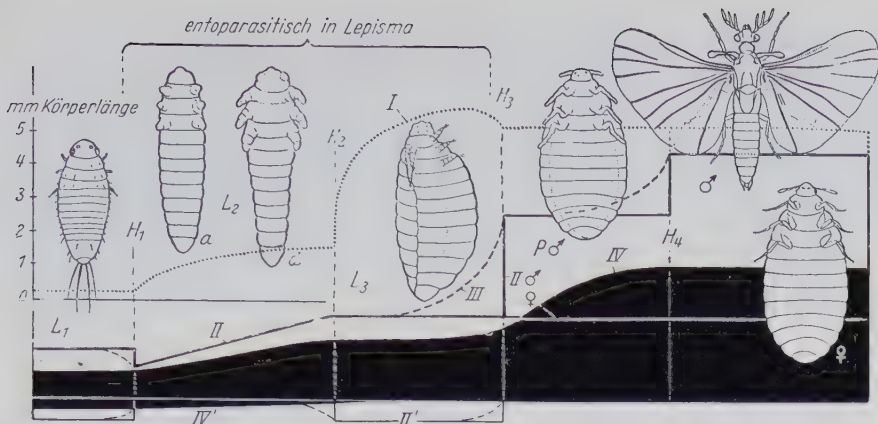


Fig. 218: Strepsiptera (Mengenillidia), Metamorphose.

Entwicklungsdiagramm, Keimesentwicklung unbekannt.  $L_2a, d = 1.$  und 4. Phase des Sekundärlarvenstadiums, weibliche Puppe und «Puparium» nicht dargestellt.  $L_1$  und ♂ in Dorsalansicht, alles andere Ventralansicht. (Bilder der Stadien nach SILVESTRI). Auf der Abszisse sind die Phasen und Stadien der Entwicklung nacheinander eingetragen, auf der Ordinate oberhalb der Abszisse die imaginipetalen Veränderungen einschließlich der Dilation, unterhalb der Abszisse die imaginifugalen Veränderungen (Deviation); innere Metamorphose schwarz.

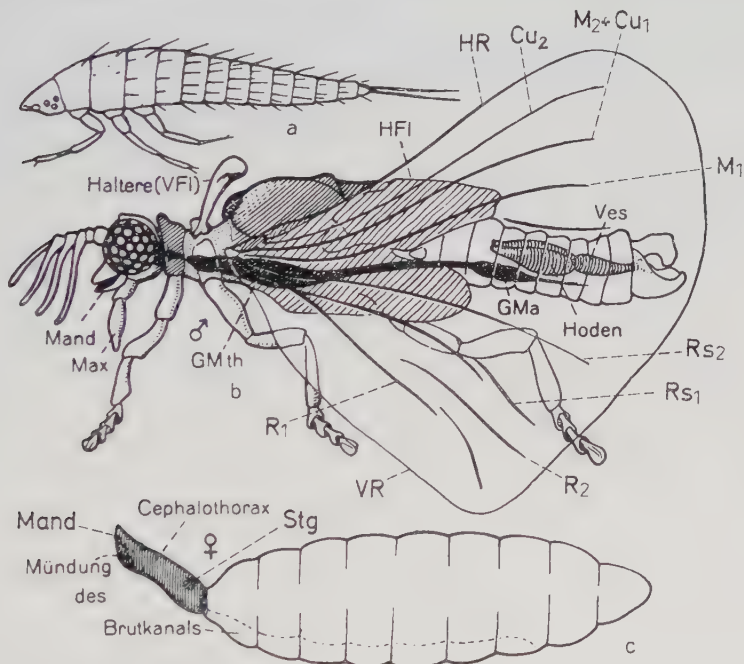


Fig. 219: Strepsiptera, Stylopodia.

a Seitenansicht einer Junglarve. b Bauplan des ♂, Seitenansicht, Darstellung wie gewöhnlich, Costa, Subcosta und Muskulatur nicht eingetragen, Pro- und Metathorax schraffiert. c ♀, Seitenansicht ohne innere Organe (vgl. Fig. 163 a). Abkürzungen s. Text und S. IX–XI.

(Stylopodia) oder Lepismatidae (Mengenillidia) leben. Die Männchen sind stets freilebend. Beschrieben sind etwa 400 Arten, doch ist eine Erhöhung dieser Zahl auf 1000 bis 1500 zu erwarten.

Die oligopode, der Triungulinuslarve der Meloiden und Rhipiphoriden sehr ähnliche und daher triungulinid genannte Primärlarve ( $L_1$ , Fig. 218, 219a), die meist mittels der Endborsten springen kann, sucht den Wirt auf, bohrt sich in dessen Abdomen ein und verwandelt sich hier in die stummelbeinige Sekundärlarve. Die weitere Entwicklung ist, wie die Tabelle 6 zeigt, bei den primitiven Mengenillidia (*Eoxenos*) und den Stylopodia (Halictophagidae: *Halictophagus*) sehr verschieden:

Tab. 6. Entwicklung der Mengenillidia und Halictophagidae.

Stadium	<i>Eoxenos</i> (Fig. 218)		<i>Halictophagus</i>	
	♀	♂	♀	♂
1.	1. Larvenstadium freilebend und dann in den Wirt eindringend			
2.	2. Larvenstadium, entoparasitisch, vier Phasen mit zunehmender Länge der Beinstummel unterscheidbar ( $L_{2a-d}$ )		2. Larvenstadium, entoparasitisch, drei Phasen mit abnehmender Länge der Beinstummel unterscheidbar, kleine Unterschiede zwischen ♂ und ♀ in der 3. Phase	
3.	3. Larvenstadium, verläßt am Ende der Entwicklung den Wirt; platt, mit Beinen		3. Larvenstadium, streckt am Ende der Entwicklung den schwarzbraunen Cephalothorax aus dem Wirt hervor; beinlos	3. Larvenstadium, beinlos
4.	4. Larvenstadium, umhüllt von der Kutikula des 3. Stadiums, die eine Art Puparium bildet; mit Beinen, einem freilebenden Insekt gleichend	Puppe	Erwachsenes ♀, umhüllt von der Kutikula des 3. Larvenstadiums, dessen Form und Lage im Wirt beibehalten wird; beinlos (wie Fig. 219c)	Puppe
5.	Mit Beinen versehenes flügelloses ♀ frei oder eingekapselt wie das 4. Stadium, im letzteren Fall zu amphitoker Parthenogenese fähig, sonst Kopulation	geflügeltes ♂	(♀ hat ein Stadium weniger als ♂, extreme Neotenie)	geflügeltes ♂

Stark umrandete Stadien entoparasitisch im Wirt (nach SILVESTRI).

Die **Metamorphose** ist also in jedem Fall eine Polymetabolie und insofern gegenüber der gewöhnlichen Euholometabolie kompliziert. In anderer Hinsicht ist sie sekundär vereinfacht:

Die Larven zeigen, besonders was die inneren Organe anlangt, keine ausgeprägten Deviationsmerkmale (Fig. 218, II' und IV'), sondern eher embryonale Züge (Dilation) und eine ausgesprochen regressive Entwicklung hinsichtlich der Mundwerkzeuge sowie, bei den Stylopodia, hinsichtlich der Beine, die hier beim ♀ gar nicht mehr,



beim ♂ erst an der Puppe wieder erscheinen. Der Unterschied zwischen den Mengenillidia und den Stylopodia beruht darauf, daß bei den ersteren schon das 3. Larvenstadium, wieder mit Beinen ausgestattet und außerordentlich platt (im Innern des Wirts gerollt, Fig. 218 L<sub>3</sub> links), den Wirt verläßt und sich im Freien verpuppt, während bei den Stylopodia nur das ♂ frei wird und der permanente Parasitismus beim Weibchen auch im Bau sehr stark zum Ausdruck kommt. Die männliche Puppe liegt in der letzten Larvenhaut, die bei den Stylopodia tönnchenförmig ist und durch eine präformierte Naht den Kopfteil (Cephalotheca, Operculum) abwerfen kann. Äußerlich ist die Puppe einer Pupa exarata gleich, muß aber wohl besser als Pupa dectica angesehen werden, da die Mandibelmuskulatur der Larve unverändert bleibt. Auch werden andere larvale Gewebe nicht aufgelöst, sondern unverändert in die Imago übernommen. Auch häutet sich die Puppe einmal vor der eigentlichen Imagohäutung. Es kommt also ein Subimagostadium vor.

Bei beiden Gruppen haben die **Weibchen** ebenso wie alle Larvenstadien vom zweiten ab nur rudimentäre Mundteile und sogar einen rückgebildeten Darm (sie nehmen keine Nahrung mehr auf) und zeigen Leibeshöhlenträchtigkeit (S. 280), die Ovarien sind zersprengt, die Ovidukte fehlen. Die Mengenillidia-Weibchen, die Komplexaugen, Antennen und Beine besitzen (Fig. 218), entlassen die Primärlarven durch eine am Hinterrand des 7. Abdominalsternits gelegene Geschlechtsöffnung. Die Stylopodia-Weibchen dagegen sind blind, ohne alle Anhänge (Fig. 219c), ihr Rumpf ist in einen braunschwarzen, sklerotisierten Cephalothorax und ein weichhäutiges, unpigmentiertes Abdomen gegliedert, die einzige Andeutung einer Grenze zwischen Kopf und Thorax ist die Brutspalte, die Mündung des Brutkanals. Dieser wird von der Puppen- und der Imaginalkutikula gebildet, nimmt die aus den unpaaren Genitalkanälen kommenden Primärlarven auf und leitet sie nach außen (der Cephalothorax schaut aus dem Wirtskörper hervor, s. obige Tabelle und S. 272, 280, Fig. 163a).

Die **Männchen** entwickeln sich bei beiden Familien bis zur Verpuppung in der gleichen Weise wie die Weibchen, sind aber im Gegensatz zu diesen so einheitlich gebaut, daß das Schema Fig. 219b, von Einzelheiten des Tarsenbaus abgesehen, für die ganze Ordnung gilt. Ähnlich wie das Coccinen-Männchen oder die Imagines der Ephemeropteren ist das Männchen nicht mehr als ein von wohl entwickelten Sinnesorganen gesteuerter fliegender Geschlechtsapparat, es ist lebhaft beweglich, aber sehr kurzlebig, hat einen stark rückgebildeten, größtenteils mit Luft gefüllten Darm, rudimentäre Manibel, durch Verschmelzungen tasterförmig umgebildete, 2gliedrige Maxillen und ein rückgebildetes Labium, das bei den rezenten Arten als Sklerit mit dem Hypopharynx verwachsen oder nur als Hautfalte erhalten ist.

Dagegen trägt der **Kopf** große, ursprünglich 7gliedrige, gekämmte Antennen und eigenartige, stark vorgewölbte, aus 12-150 modifizierten eukonen Einzelaugen aufgebaute Komplexaugen. Der Prothorax bleibt klein, ebenso wie der Mesothorax, dessen stark verkürzte, nicht an den Körper anlegbare Flügel distal kolbenförmig verdickt sind und proximal Sinnesorgane tragen. Sie haben offenbar gleiche Funktion wie die Halteren des Metathorax der Dipteren (S. 405). Der Metathorax ist außergewöhnlich groß, reich gegliedert und mit starken Flugmuskeln versehen, welche die allein als Flugorgane wirksamen fächerartig geäderten Hinterflügel bewegen (Coleopterentyp des Fluges). Die kräftigen Beine sind im wesentlichen Klammerorgane, die Endglieder der Tarsen sind bei den Stylopodia vielfach zurückgebildet (Fig. 219b), die übrigen Glieder breit und flach. Das überaus bewegliche **Abdomen**, das ein Paar großer, ursprünglich traubiger, später sackförmiger **Hoden** enthält, trägt an seinem Hinterende einen hakenartigen Endophallus, ohne Parameren, den das ♂ bei der Kopulation dem ♀ an beliebiger Stelle, vorwiegend am Abdomen (Mengenillidia), oder ausschließlich vorn am Cephalo-

thorax (Stylopodia) durch die Haut stößt, um so das Sperma in die Leibeshöhle zu bringen (in den Endophallus mündet der zur Vesicula seminalis angeschwollene Ductus ejaculatorius). Ein **Tracheensystem** und ein **Herz** ist (auch beim ♀) vorhanden, das **Nervensystem** besteht aus einem Gehirn und aus zwei Ganglienmassen, deren erste im Thorax gelegen (Gmth), das Subösophagealganglion nebst den thorakalen Ganglien und dem ersten abdominalen Ganglion enthält, während die zweite, im Abdomen gelegene, mit der ersten durch ein dünnes Konnektivpaar verbunden, ein Verschmelzungsprodukt der übrigen Abdominalganglien darstellt.

Kennzeichnend für die Strepsipteren ist der **Sexualdimorphismus**, der im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise so extrem gesteigert wurde. Parthenogenese gibt es bei den Mengenillidia (s. obige Tabelle), die **Keimesentwicklung** zeigt manche Besonderheiten (S. 192), die mit der Leibeshöhleträchtigkeit zusammenhängen, Polyembryonie kommt vor.

### Überordnung: Hymenopteroidea

Diese Gruppe wird dadurch gekennzeichnet, daß der Mesothorax den Metathorax an Größe übertrifft und dementsprechend die Vorderflügel den Antrieb beim Flug liefern. Der Legeapparat ist vom orthopteroiden Typ.

## 28. Ordnung: Hymenoptera, Hautflügler (Fig. 220–223)

Wenn auch die Zahl der bisher beschriebenen Arten, etwa 110000, von der Artenzahl der Käfer und Schmetterlinge übertroffen wird, erscheint es doch wahrscheinlich, daß die Hymenopteren die größte Insektenordnung sind, weil die zahllosen parasitischen Arten nur zu einem ganz geringen Prozentsatz bekannt sind. Sie werden in 2 Unterordnungen eingeteilt, die 2. Unterordnung läßt wieder 2 große Gruppen unterscheiden:

**1. Unterordnung: Symphyta (Pflanzenwespen)** (Fig. 220a) mit 12 Familien (Pamphilidae, Gespinstblattwespen; Siricidae, Holzwespen; Oryssidae; Cephidae, Halmwespen; Tenthredinidae, Blattwespen; Cimbicidae, Knopfhornblattwespen; Argidae, Bürstenhornblattwespen; Diprionidae, Buschhornblattwespen).

**2. Unterordnung: Apocrita** mit den in 2 Gruppen zusammengefaßten Familienreihen. Von den etwa 90 Familien werden nur Beispiele genannt.

**Terebrantes** (parasitische Hymenopteren, Legestachelwespen): Cynipoidea (Ibaliidae; Eucoilidae; Cynipidae, Gallwespen), Ichneumonoidea (Ichneumonidae, echte Schlupfwespen; Braconidae, Brackwespen; Aphidiidae, Blattlausschlupfwespen; Evanidae, Hungerwespen; Gasteruptionidae), Chalcidoidea (Eupelmidae; Eurytomidae; Callimomidae; Chalcididae, Erzwespen; Pteromalidae; Agaonidae, Feigenwespen; Mymaridae, Zwergwespen; Trichogrammatidae), Serphoidea (= Proctotrypoidea) (Serphidae; Platygasteridae; Pelecinidae).

**Aculeata** (Stachelwespen): Bethyloidea (Bethylidae; Chrysididae, Goldwespen; Dryinidae), Scolioidea (Scoliidae, Dolchwespen; Mutillidae, Bienen- oder Spinnenameisen), Formicoidea (Poneridae, Stachelameisen; Dorylidae, Treiber- oder Wanderameisen; Myrmicidae, Knotenameisen, Fig. 222, 223; Dolichoderidae, Drüsenameisen; Formicidae, Schuppenameisen), Pompiloidea (Pompilidae, Wegwespen), Vespoidea (Vespidae, Faltenwespen), Sphecoidea (Sphecidae, Grab- oder Sandwespen), Apoidea (Colletidae, Seidenbienen; Andrenidae, Sandbienen; Halictidae, Schmalbienen; Melittidae, Sägehornbienen; Megachilidae, Blattschneiderbienen; Apidae, echte Bienen, wozu als Triben außer den Apini, Honigbienen, Fig. 220b, 221, auch die Bombicini, Hummeln, und Meliponini, stachellosen Bienen, gehören).

Die sehr formenreiche Ordnung, die nachweislich bis in den Jura zurückreicht, aber sicher nicht später als im frühen Perm entstanden sein dürfte, setzt sich in der Hauptsache

aus kleinen bis mittelgroßen Arten zusammen. Winzige Arten sind unter den Terebrantes häufig (besonders Cynipoidea, Chalcidoidea, Platygastridae), große bis sehr große Formen gibt es z.B. unter den Siriciden, den Ichneumoniden, den Vespiden und Spheciden.

Der Körper der Imagines ist im Gegensatz zu dem der weichhäutigen Larven stark gepanzert, die Gelenkhäute sind eingeschränkt und liegen versteckt. Starke Behaarung findet sich bei den blütenbesuchenden Apidae. Die Färbung ist vorwiegend bräunlichgelb bis schwarz, bei glasklar farblosen Flügeln. Es kommen aber auch lebhaft pigmentfarbene (z.B. grüne und gelbe Pigmente bei Symphyten, weiße bis gelbrote Pterine bei den Vespiden und Spheciden), Erzglanz (Chalcididen) und, allerdings seltener, lebhaft metallfarbene (Chrysididen) (s. S. 30). Schwarze Flecken- und Bindenzeichnung auf hellerem Grund findet sich am Kopf und Rumpf recht häufig (z.B. Symphyta, Vespidae, Sphecoidea und Pompiloidea).

An wichtigen Hautdrüsen kommen Wachsdrüsen bei den Apiden (Gelenkhäute des Abdomens) und Duftdrüsen vor (z.B. die abdominale Duftdrüse der Honigbiene, die für die gegenseitige Verständigung der Trachtbienen von Bedeutung ist).

Der Kopf der Imago ist mesotrem und bei den Apocriten mit einem durch eine Postgenalbrücke verschlossenen Hinterhaupt ausgestattet (Fig. 40c). Er wird frei getragen, ist sehr beweglich und trägt außer den eukonen Komplexaugen, die nur selten (z.B. bei manchen Ameisen) reduziert sind, und den drei Ozellen, die bei ungeflügelten Formen fehlen, wohlentwickelte, ursprünglich homonom vielgliedrig fadenförmige, zuweilen knopfförmige (*Cimbex*) oder gekämmte (manche Tenthrediniden, die Buschhornblattwespen), meist aber gekniete Antennen mit langem Schaft (Fig. 221a). Außer Tast- und Geruchsborsten kommen auf der Geißel Sinneskegel (auch versenkte), Sinnesflaschen und Sinnesplatten vor (bei *Apis* z.B. alle nebeneinander, das Geruchsvermögen ist dementsprechend bedeutend).

Die Mundwerkzeuge sind bei den Symphyten noch fast typisch orthopteroid (Fig. 220a), doch zeigt sich bereits hier eine Neigung zu sackartigem Vorfallen des Mundfelds und, im Zusammenhang damit, eine Knickfähigkeit des ganzen Maxillarlabilkomplexes im Cardo-Stipes und dem Submentum-Mentum-Gelenk. Bei den Apocriten treten diese Merkmale noch deutlicher hervor, es entsteht aus dem vorgefallenen Mundfeldsack, dessen vordere Fläche der völlig eingeebnete Hypopharynx, dessen Seiten- und Hinterflächen die Basalteile der Maxillen und des Labiums bilden, ein vorstreckbarer Komplex, der dank der weichhäutigen flächigen Beschaffenheit der Galeae und der verschmolzenen Glossen zum Aufleckern von Säften dienen kann.

Bei den Spheciden und Apiden wird dieser Apparat durch zunehmende Streckung zu einem Saugrüssel, an dessen Aufbau sich, wie Fig. 221b, c an der Honigbiene zeigt, außer den stark verlängerten flachen Galeae (G) und der ebenfalls langen, unpaaren Glosse (Gl) die Labialpalpen (PlI) beteiligen. Reduziert werden die Lacinien und besonders die Maxillarpalpen (Plm), die Paraglossen bleiben klein. Die Mandibel bleiben stets orthopteroid und bilden entweder wirksame Kau- oder Greifwerkzeuge (z.B. Ameisen, Vespiden, Fossores), oder sie dienen wenigstens zur Verarbeitung der Baustoffe beim Nestbau, wie z.B. bei der Honigbiene, wo sie mäßig starke kaum gezähnte «Modellierhölzer» zur Bearbeitung des Wachses sind (Fig. 221a). Aus dem Epipharynx (Epi) bildet sich vielfach eine Innenlippe (Fig. 220b) heraus, die die kurze Oberlippe ergänzt, das Cibarium ist als Pumpe entwickelt.

Im Thorax fällt zunächst eine Verschmelzung der Laterocervicalia (Cerv) mit den stark reduzierten Pleuren des Prothorax (Pl<sub>1</sub>, Fig. 220a) auf. Die Sternopleural-



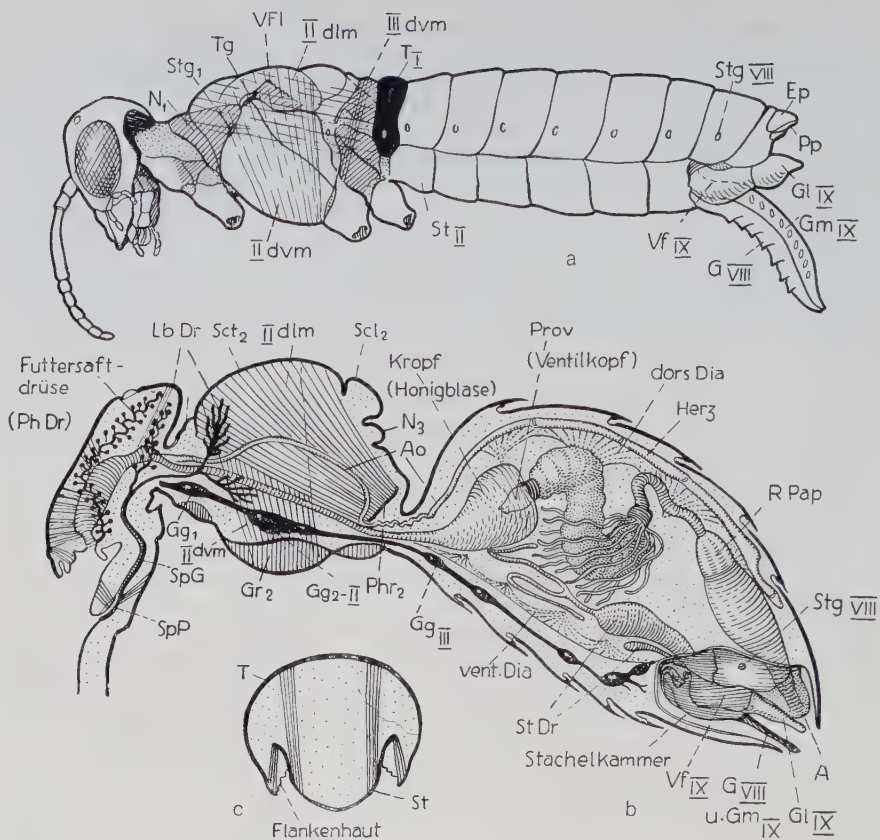


Fig. 220: Hymenoptera.

a Seitenansicht eines Tenthrediniden-♀ (als Beispiel für die Symphyta) nach Entfernung der Flügel und Beine, Schema. Pro- und Metathorax schraffiert, 1. Abdominalsegment schwarz. Die indirekten Flugmuskeln sind gestrichelt eingetragen. b Längsschnitt durch eine Arbeitsbiene, Schema, Kopfdrüsen, Darm, Stachelapparat und Zirkulationsorgane vollständig, Nervensystem nur im Thorax und Abdomen eingetragen, Leibeshöhle punktiert. c Schematischer Querschnitt durch den Hinterleib desselben Tieres. Abkürzungen s. Text, S. IX-XI und vorhergehende Figuren.

region des Prothorax ist nur durch faltige Membranen mit dem Pronotum ( $N_1$ ) verbunden, das sich mit seinen Seitenteilen stützend zwischen Mesonotum und Mesopleuren schiebt und so die fehlenden Tergalarme ersetzt. Es wird damit funktionell ein Teil des Pterothorax, der sich durch große Geschlossenheit, äußerst starke Sklerotisierung und eine zunehmende Tendenz zur Vereinfachung der Flugmuskulatur auszeichnet.

Die Flügel sind gekennzeichnet durch einen bei den Aculeaten vollständigen Schwund der Analadern, sowie durch zunehmendes Zurücktreten der Subcosta und des Radius bzw. seiner Verzweigungen. Das Geäder der Aculeaten besteht dementsprechend größtenteils aus Verzweigungen der Media (Fig. 221). Die Flügelgelenke, deren vorderes durch ein

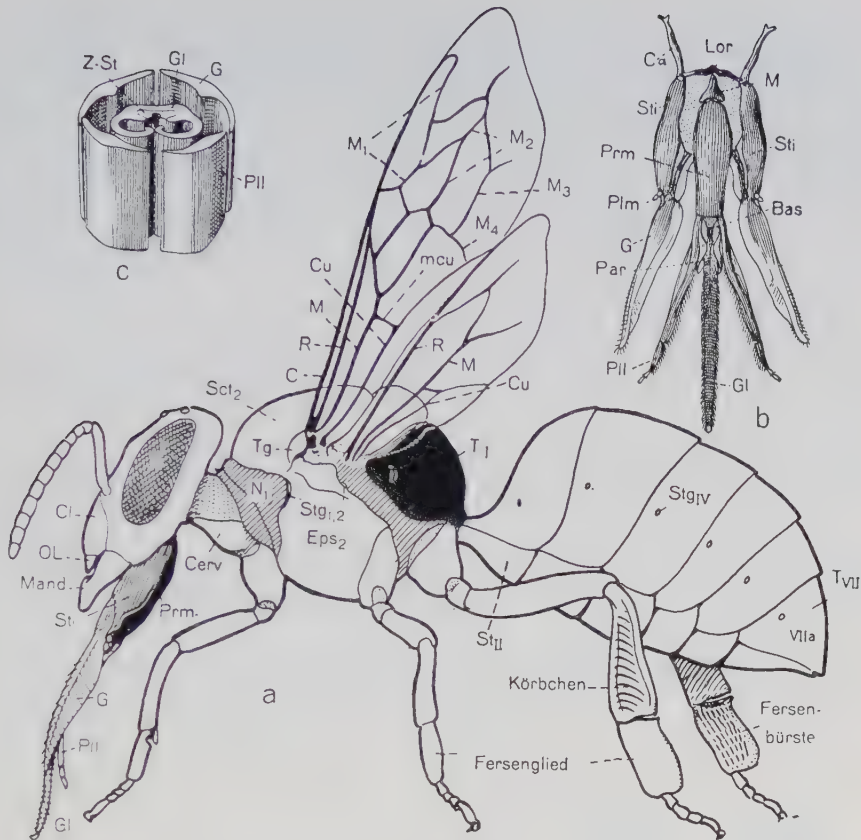


Fig. 221: Hymenoptera.

a Seitenansicht einer Arbeitsbiene als Beispiel für die Apocriten (Aculeata). Rüssel ausgestreckt. b Rüssel derselben, von hinten gesehen, ausgebreitet. c Ausschnitt aus dem gestreckten Rüssel, Rekonstruktion. Nähere Erklärung im Text und S. IX-XI.

Ca = Cardo, Lor = Lora (Zügel), M = Mentum, Prm = Praementum.

Schüppchen, die Tegula (Tg), bedeckt wird, werden bei den Apocriten stark verschmälert die Verstellbarkeit der Flügelfläche und die Sicherheit der Einwirkung der indirekten Flugmuskeln ist dadurch bedeutend erhöht. Dementsprechend sind die Flugleistungen der Apocriten sehr beträchtlich, die Frequenz der Flügelschläge steigt auf mehrere Hundert pro Sekunde, die Steuerungsfähigkeit ist bedeutend.

Die Hymenopteren sind das Schulbeispiel für einen **Flugtyp** («Hymenopteren-typ»), der auch bei den Ephemeroptera, den Copeognatha, den Hemipteroidea und den Diptera vertreten ist und dessen Kennzeichen eine  $\pm$  starke Rückbildung der Hinterflügel und einen engen Anschluß derselben an die Vorderflügel bildet. Die Hinterflügel, die bei den Hymenopteren durch eine auf ihrer Vorderrandader stehende Reihe von Hakenborsten (Retinaculum) mit den Vorderflügeln verbunden sind, werden beim Flug von den letzteren mitgezogen. Diese «funktionelle Zweiflügligkeit» bedeutet gegen die Vierflügligkeit aerodynamisch einen Vorteil.

Der Mesothorax ist dementsprechend bei weitem das umfangreichste Thoraxsegment, sein Postphragma ( $\text{Phr}_2$ ) ist äußerst kräftig, sein Notum umfangreich und durch einen kräftigen Zug dorsaler Längsmuskeln (II dlm, indirekte Flügelsenker) wölbbar. Seitliche dorsale Längsmuskeln spielen keine Rolle, im Gegensatz zu den Hemipteren; von Dorsoventralmuskeln ist nur ein sehr großes Paar vorhanden (II dvm, indirekte Flügelheber), das vom Scutum aus an das Sternum geht.

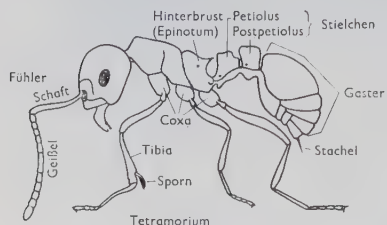


Fig. 222: Hymenoptera. Organisationschema der Knotenameise. (Nach GÖSSWALD).

Dieses zeigt ausgeprägte Cryptosternie und ist durch eine breite präcoxale Brücke mit dem Episternum ( $\text{Eps}_2$ ) verbunden, eine postcoxale Brücke fehlt, die Coxen rücken (auch im Metathorax) an den Hinterrand des Segments und nähern sich einander sehr. Die direkten Flugmuskeln treten stark zurück, und dorsoventrale Beinmuskeln fehlen, ebenso wie im Metathorax, wo außerdem schon bei den Symphyten, vor allem aber bei den Apocriten, die indirekten Flugmuskeln sehr schwach sind (s. III dvm in Fig. 220a).

Die Flügel werden in der Ruhe flach auf den Hinterleib gelegt, wobei die Vorderflügel sich bei den Vespiden einmal längs falten (« Faltenwespen »).

Vollständige **Flügelreduktion** gibt es bei den ♂♂ der Feigenwespen und vor allem bei den Arbeitern und Soldaten der Ameisen, deren Geschlechtstiere nach dem Hochzeitsflug die Flügel abwerfen (Fig. 223), aber auch bei vielen Terebrantes und den ♀♀ der Mutillidae.

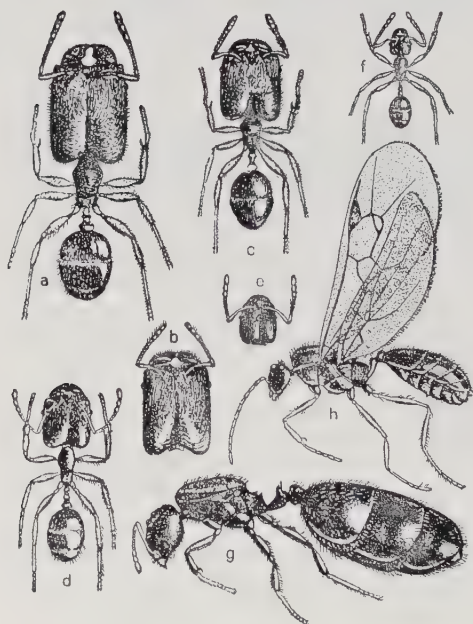


Fig. 223: Hymenoptera. *Pheidole instabilis*, (Nach WHEELER) als besonders ausgeprägtes Beispiel für den Polymorphismus der ♀♀ bei den Ameisen. a Soldat, b–e Zwischenformen, f typische Arbeiter, g ♀ nach Verlust der Flügel, h ♂.



Die **Beine** sind fast durchweg vollgliedrige Schreitbeine, mit fünf Tarsengliedern, zwei Klauen und Schienenspornen versehen, die (meist am Vorderbein) häufig zu Putzvorrichtungen umgebildet sind (S.79). Euplantulae kommen bei den Tenthrediniden vor, präatarsale Haftvorrichtungen sind (als Arolium) in der Regel vorhanden.

Bei den Schlupfwespen ist oft vom Schenkel durch ein tertiäres Gelenk ein «2. Trochanter» abgegliedert. Bei den Pompiloidea und Sphecoidea sind die Beine zum Graben geeignet; die Apiden haben an den Schenkeln, der Schiene oder dem vergrößerten 1. Tarsenglied (Fersenglied) der Hinterbeine Vorrichtungen zum Sammeln von Pollen, die für die Honigbiene in Fig. 221a dargestellt sind.

Besonders bemerkenswert ist die **Verbindung des Thorax mit dem Hinterleib**. Bei den Symphyta ist der letztere sitzend, die Lagerung der Segmente entspricht dem Schema, doch wird das erste abdominale Sternum reduziert, das zugehörige Tergum ( $T_1$ ) eng an das schmale Metatergum angeschlossen (Fig. 220a). Bei den Apocrita entsteht während der Puppenbildung (Fig. 133b/d) zwischen dem ersten und dem zweiten Hinterleibsring eine Einschnürung, die «Wespentaille»; das 1. abdominale Tergum schließt sich als «Mittelsegment» dem Metathorax an und schließt den Pterothorax nach rückwärts ab (Fig. 221a).

Das 2. abdominale Segment wird vielfach im ganzen verengt und so zu einem bei den Ameisen knotenförmigen scheinbaren Hinterleibsstiel, dem Petiolus; bei vielen Ameisen wird auch das 3. Segment entsprechend umgebildet und trägt dann die Bezeichnung Postpetiolus (Fig. 222).

Der **Hinterleib** ist im übrigen dadurch gekennzeichnet, daß die Hinterränder der Terga und Sterna jeweils schuppenartig über das folgende Segment wegragen (Fig. 220, 221) und daß auch die Seitenränder der Terga ventral die Sterna überdecken (Fig. 220c). Die Gelenkmembranen werden so durchweg verdeckt, der Hinterleib ist fest gepanzert, ohne daß seine Dehnbarkeit und Biegsamkeit beeinträchtigt wäre. Vom 9. Segment ab sind die Hinterleibsringe stark reduziert; griffelförmige Bildungen, die am Hinterende der Symphyten auftreten (Fig. 220a), können nur dann als Cerci betrachtet werden, wenn die als Ep und Pp bezeichneten Teile wirklich als Epi- und Paraproct zum 11. Segment gehören, was unsicher ist.

Das **Bauchmark** besteht bei den Tenthrediniden wie bei den Larven der Aculeaten aus drei thorakalen und acht abdominalen Ganglien, bei den Imagines der Apocriten kommt es zu einer zunehmenden Konzentration auf das 2. thorakale Ganglion (siehe z.B. Fig. 220). Das **Gehirn** erreicht besonders bei den staatenbildenden Aculeaten eine beträchtliche Organisationshöhe, zweibecherige Pilzkörper sind die Regel.

Außer Mandibulardrüsen kommen **Labialdrüsen** vor, die gewöhnlich mehrteilig sind (Fig. 220b) und an der Vorderfläche des Mundfeldsacks mit einer Speichelpumpe ausmünden. Bei *Apis* (Arbeitsbiene), *Bombus*, *Psithyrus* u.a. Apiden-♀ enthält der Kopf neben einem Teil der Labialdrüse noch die azinös gebaute Futtersaftdrüse, deren Ausführungsgänge sich an der Basis des Mundfeldsacks nach außen öffnen (Fig. 220b). Der **Darm** beginnt mit einem bei den leckend-saugenden Formen zusammen mit der Cibarialpumpe als Saugpumpe fungierenden Pharynx (Ph); der Ösophagus läuft in einen Kropf aus, an den sich ein mit Chitinzähnen bewaffneter oder als muskulöser Ventilapparat entwickelter Proventriculus anschließt. Der weite Mitteldarm geht in den engen, am Ende zum Rectum erweiterten und mit sechs doppelwandigen Rectalpapillen versehenen Hinterdarm über, die Zahl der Malpighigefäße schwankt von sechs (bei manchen Ameisen) bis über 100 (bei den Apiden). Das **Tracheensystem**, das bei den Imagines vielfach mit umfangreichen Luftsäcken ausgestattet ist, die den ursprünglichen Bau verwischen (*Apis*), enthält

laterale Längsstämme. Die Stigmenzahl ist im typischen Fall 10, doch ist besonders bei den Apocriten das 2. thorakale Stigma reduziert (Fig. 220a, 221a, Stg<sub>2</sub>), während das erste zwar schwer kenntlich am Hinterrand des Pronotums liegt (Stg<sub>1</sub>), aber groß bleibt. Bei den Aculeaten rückt das 8. abdominale Stigma (Stg<sub>VIII</sub>) in die Stachelkammer (Fig. 220b).

Das **Herz** hat nur bei den Larven zahlreiche (gegen acht) Kammern bzw. Ostien, bei den Imagines bleibt es auf die mittleren Abdominalsegmente beschränkt. Außer einem Dorsaldiaphragma (dors.Dia) mit kräftigen Flügelmuskeln ist im Hinterleib auch ein wohlentwickeltes Ventraldiaphragma (vent.Dia, Fig. 220b) vorhanden.

Die männlichen **Geschlechtsorgane** bestehen aus Hoden, deren zahlreiche Follikel von einer gemeinsamen Peritonealhülle umgeben sind (auch eine Verwachsung beider Hoden ist häufig), aus zu Sammelblasen erweiterten paarigen Vasa deferentia und aus einem Paar von Anhangsdrüsen, die in die Vasa oder in den unpaaren Ductus ejaculatorius münden. Der Penis ist in der Regel umfangreich und verwickelt gebaut, mit Parameren und sekundär gebildeten dorsalen und ventralen Anhängen ausgestattet. Ein ausstülpbarer Endophallus kommt vor. Die Ovarien sind gewöhnlich polytroph und büschelförmig mit je vier (Ichneumoniden) bis mehreren 100 Eiröhrchen (*Apis*). Unter den Schlupfwespen gibt es Formen mit atypischen (*Aphidius*) und monofollikulären Eierstöcken. Ein unpaares Receptaculum kommt regelmäßig vor, die weibliche Geschlechtsöffnung entsteht aus der «Anlage» des 8. Segments und liegt, flankiert von den paarigen Teilen des orthopteroiden Legeapparats, zwischen dem 8. und 9. abdominalen Sternum.

Der Legeapparat entspricht fast vollkommen dem orthopteroiden Typus, doch bilden die lateralen Gonapophysen des 9. Segments (Gl<sub>IX</sub>) nur eine Stachelscheide; die medialen Gonapophysen desselben Segments sind als «Stachelrinne» miteinander verschmolzen, und die Valviferen der Gonapophysen des 8. Segments (Stechborsten) artikulieren an den homologen Teilen des 9. Segments, statt am Tergum. Bei den Aculeaten ist der Legeapparat nicht mehr an der Eiablage beteiligt, die beiden hintereinander und hinter der Geschlechtsöffnung gelegenen Anhangsdrüsen sind zu Giftdrüsen (StDr) umgebildet, der Stachel ist zum **Wehrstachel** geworden und liegt, unter Einbeziehung der Hinterleibssegmente vom 8. ab, als komplizierter Stechapparat eingesenkt in einer Stachelkammer, die durch Einziehung des Hinterleibsendes entsteht (Fig. 220b). Die Eiablage geschieht hier am Wehrstachel vorbei.

Die Hautflügler, die als Imagines in der Regel wärmeliebende Tagtiere sind und als Räuber oder von Pollen und Blütensäften leben, zeigen hinsichtlich ihrer **Fortpflanzung und Entwicklung** zahlreiche Besonderheiten. Zwar ist für sie wie für die anderen Insekten zweigeschlechtliche Fortpflanzung typisch, doch kommt bei ihnen besonders häufig Parthenogenese in verschiedener Form (S. 274), bei den Cynipiden sogar in regelmäßigem Wechsel mit Bisexualität als Heterogonie vor.

Zeigt sich in diesem Fall ein Polymorphismus der ♀♀ in den verschiedenen Generationen, so liefern die staatenbildenden Ameisen, Vespiden und Apiden Beispiele für das Auftreten verschiedener Morphen von ♀♀ in einer Generation. Auf Grund einer verschiedenen Ernährung entstehen als Modifikationen nebeneinander die voll fortpflanzungsfähigen ♀♀, die in Ein- oder Vielzahl im Stock vorhanden sind, und die befruchtungsunfähigen (Vespiden) oder unfruchtbaren Arbeiterinnen, die die Bauarbeiten und die Aufzucht der Larven im Stock besorgen. Bei den Ameisen, bei denen die Arbeiter immer flügellos sind, kommt es nicht selten sogar zu einer noch größeren Vielgestaltigkeit durch das Auftreten von großköpfigen Arbeitern, den «Soldaten» (Giganten), die bei manchen Arten durch Zwischenformen mit den kleineren eigentlichen Arbeitern verbunden sind (Fig. 223).

Die Hymenopteren sind typische **Euholometabole**, bei denen auf die Larvenstadien eine Pupa *exarata libera* (Fig. 130d; 133a–d) folgt, die, gewöhnlich weichhäutig und farblos, bei den meisten Gruppen in einem von der Larve gesponnenen Seidenkokon steckt. Die Larven sind oligopod (Pamphiliden), oligopod stummelfüßig (Fig. 129f, g, Cephiden, Siriciden), polypod, wie die «Afterraupen» der Tenthrediniden, die sich von den Schmetterlingsraupen hauptsächlich dadurch unterscheiden, daß sie auch am 2. Hinterleibsring Afterfüße haben (Fig. 129e) und ihre Afterfüße distal um ihre sohlenartigen Endplatten keine Borstenkränze oder -reihen besitzen, oder apode Maden, wie die Larven aller Apocriten (Fig. 129m). Protopode Junglarven von eigentümlichem «cyclopoiden» Habitus gibt es bei gewissen Schlupfwespen (Fig. 129a/c). Während bei den Larven der Symphyten, die sich selbständig von Pflanzenteilen ernähren, stark sklerotisierte Mandibel, wohlentwickelte, wenn auch nicht mit langen Anhängen versehene kauende Maxillen und ein ebensolches Labium vorkommen, sind bei den Apocriten die Mundteile stets schwach entwickelt, und die Kopfkapsel ist dementsprechend verkleinert oder fast ganz rückgebildet. Besonders auffällig sind diese Merkmale bei den entoparasitisch lebenden Larven der Terebrantien, aber auch bei den Aculeatenlarven, die von den Eltern bzw. den Arbeitern mit Nahrung versorgt oder gefüttert werden (S. 466, 475). Viviparie kommt bei den Hymenopteren nicht vor.

Abgesehen vom Tracheensystem, das bei den entoparasitischen Schlupfwespen ihrer Lebensweise entsprechend durch völligen oder teilweisen Verschuß der Stigmen verändert ist, zeigen die inneren Organe der Larven regelmäßig einfacheren Bau als die der Imagines. Das Nervensystem ist nicht konzentriert, das Gehirn weniger hoch spezialisiert, entsprechend der geringen Größe der Antennen und der Augen, die als Stemmata entwickelt sind oder ganz fehlen. Der Darm ist relativ weit, der Ösophagus kurz, die Zahl der Malpighigefäße gering (vier bei *Apis*). Bei den Ameisenlarven gibt es faltenförmige Rectalpapillen, die Cardiagegend ist hier ähnlich wie bei den Dipterenlarven (S. 407) ausgebildet. Die Verbindung zwischen Mittel- und Enddarmhöhle kommt bei den Apocriten erst beim Übergang zum Puppenstadium zustande, der Kot wird solange im Mitteldarm gespeichert (s. S. 241). Die Labialdrüsen sind schlauchförmig und arbeiten gegen Ende der Larvenzeit als Spinndrüsen. (Polyembryonie S. 262.)

Überordnung: Mecopteria (Panorpoidea)

Wird gekennzeichnet durch das Fehlen eines tergalen Beinremotors und das Vorhandensein eines Muskels des 1. Pterale, durch fortschreitende Cryptosternie mit immer enger werdendem Anschluß der Coxen an den Körperstamm und zunehmende Rückbildung der Hinterflügel, die zunächst selbst inaktiv mit den Vorderflügeln verbunden eine funktionelle Einheit bilden, um schließlich zu Halteren umgebildet zu werden.

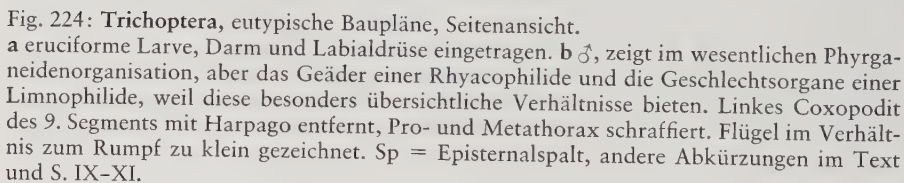
Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera), eine gut begründete monophyletische Teilgruppe der Mecopteroidea, existieren mindestens schon seit dem oberen Perm. Sie werden charakterisiert durch das Fehlen einer Spermapumpe, weshalb das Sperma durch Spermatophoren übertragen wird, durch basale Schleifenbildung der Analadern im Vorderflügel und durch weibliche Heterogametrie in der ganzen Gruppe (nur bei einigen abgeleiteten Diptera kommt sie außerdem auch noch vor).

## 29. Ordnung: Trichoptera, Köcherfliegen (Fig. 224)

Sie umfaßt 28 Familien, die auf 2 Unterordnungen verteilt werden.

**1. Unterordnung: Aequipalpia** mit den wichtigen Familien Rhyacophilidae, Psychomyiidae, Hydropsychidae, Leptoceridae.





384

Die euholometabolen Köcherfliegen bilden eine mäßig umfangreiche, über alle Faunengebiete, besonders in der gemäßigten Zone, verteilte Gruppe kleiner bis mittelgroßer, mottenähnlicher, meist düster gefärbter und unscheinbar gezeichneter, behaarter Insekten, die von Pflanzensäften leben und meist bei Tage ruhen. Beschrieben wurden etwa 5000 Arten.

Die **Larven** sind, wie die mit kräftigen Mandibeln versehenen **Puppen** (Pupae decticae, Fig. 130b, S. 220, später als pharate Imagines schwimmfähig), fast durchweg Wassertiere, die bei geschlossenem Tracheensystem durch abdominale, in Mehrzahl an den einzelnen Segmenten stehende Tracheenkiemenschläuche (TrK, Fig. 224a) atmen (Branchiopneustier) und ihren weichen Hinterleib in einem aus allerlei Fremdkörpern zusammengesponnenen Köcher verbergen, den sie frei tragen oder an Steinen u. dgl. befestigen. Besonders bei Puppen kommt auch einfache Hauttracheen-, bei Larven auch Darmatmung vor.

Die Larven sind Pflanzenfresser, Mikroorganismenfresser oder Räuber, sie sind entweder raupenähnlich (eruciform), mit pro-orthognathem Kopf oder «campodeoid» mit ausgesprochen prognathem Kopf. Die letzteren gehören den primitiveren Familien an und tragen ihr Gehäuse nicht frei umher. Durchweg sind die Larven als oligopod zu bezeichnen, da die Kiemenschläuche so wenig mit Gliedmaßen zu tun haben wie die Stemmzapfen, die am ersten Hinterleibsring der eruciformen Larven auftreten (StZ) und zum Festhalten des Köchers dienen. Dieselbe Aufgabe haben die Haken (Ha), die durchweg am 10. Hinterleibsring auftreten und die als «Pygopodien» wahrscheinlich umgebildete Gliedmaßen darstellen.

Der **Kopf**, der bei der Larve raupenähnliche Mundteile, jederseits ein Stemma und winzige Antennenstummel trägt und durch eine typische Gula verschlossen ist, zeigt bei der Imago (Fig. 224b) große eukone Komplexaugen, bei manchen Familien drei Ozellen und stets lange, vielgliedrige borsten- bis fadenförmige Antennen. Die Mundwerkzeuge sind, soweit sie nicht überhaupt reduziert sind, meist ausgesprochen leckend-saugend.

Im typischen Fall sind die Mandibeln (Mand) bis auf kleine Stummel oder Wäzchen reduziert, die Oberlippe (OL) ist verlängert und bildet ein Saugrohr, zusammen mit einer Rinne (Ri) des unter Umbildung des Hypopharynx und des Labiums vorgestülpten Mundfeldsacks. Die Spitze dieses Gebildes wird von dem polsterartigen Haustellum eingenommen, das zum Auflecken von Blütensäften u. dgl. dient und an dessen Basis seitlich die Labialpalpen (PlI) stehen. Die Maxillen legen sich an die Basis des Mundfeldsacks, haben flache Galeae, kleine Lacinien und Maxillartaster (Plm), die bei den ♀♀ durchweg 5gliedrig, bei den ♂♂ der Inaequipalpa aber 2–3gliedrig sind.

Der **Thorax** zeigt eine starke Neigung der Längsachsen der Segmente nach vorn, einen verkleinerten Prothorax mit buckelförmigem Pronotum und einen Metathorax, der den Mesothorax an Größe nicht erreicht. Die Coxen des Pterothorax sind sehr groß, kaum beweglich und mit mächtigen Mera versehen.

Im ganzen bietet der Thorax (auch in der Muskulatur) ein sehr ähnliches Bild wie bei den Lepidopteren, doch sind die Hinterflügel noch verhältnismäßig groß. Außerdem tragen die Flügel nur selten Schuppen, in der Regel sind die Hinterflügel ziemlich klar und zart, die Vorderflügel derber, behaart und mit meist rindenähnlichen Zeichnungen versehen. Das Geäder ist durch geringe Zahl der Queradern, aber fast typische Anordnung der Längsadern gekennzeichnet, ein faltbares Analfeld haben nur die Hinterflügel, die während des Flugs mit den Vorderflügeln verkoppelt sind. In der Ruhe liegen die Flügel dachförmig dem Hinterleib an.

Die **Beine**, die bei den Larven einen eingliedrigen Tarsus und eine Klaue haben und häufig eine tertiäre Naht nahe der Schenkelbasis tragen, sind bei der Imago lange Schreitbeine mit fünfgliedrigen Tarsen, zwei Klauen und kleinem Arolium. Große bewegliche Sporne stehen an den Tibienenden.

Das **Abdomen**, das an der Basis etwas verengt ist und nach hinten nicht besonders spitz zuläuft, zeigt beim ♂ eine hinter dem 9. Sternum gelegene Genitalkammer (Fig. 224a, GK), in der bei den Limnophiliden ein deutlich aus Phallobasis (PhB), Aedeagus (Aed) und Parameren (Par) aufgebauter Penis wurzelt. Zu beiden Seiten stehen am 9. Segment Coxopodite mit abgegliederten Harpagonen (Harp).

Bei den anderen Familien ist der Penis weniger gegliedert, doch kommen außer den Harpagonen noch verschiedenartige Klammerorgane an den Endsegmenten vor. Auch die ♀♀ zeigen hier mannigfache Differenzierungen, die aber keine Legebohrer oder -röhren bilden. Der After liegt, der Rückenseite genähert, auf der Spitze eines stumpfen, aus dem 10. Segment und den Resten des folgenden aufgebauten Analkegels (AK).

Das **Nervensystem** ist bei allen Stadien höchstens im hintersten Teil konzentriert.

Der **Darm** zeigt bei der Larve meist einen muskulösen Proventriculus, sechs Malpighigefäße, die sich am weiten Mitteldarm entlangschlängeln, und einen ganz einfachen Hinderdarm. Der letztere ist bei der Imago länger und mit einem erweiterten Rectum versehen, das 6–30 Rectalpapillen enthält. Ein Kropf ist vorhanden, doch fehlt ein eigentlicher Proventriculus; die Zahl der Malpighigefäße ist auch bei der Imago sechs. Die Labialdrüsen (LbDr) sind lang schlauchförmig, sie münden bei der Imago als Speicheldrüsen auf dem Haustellum, bei den Larven als Spinndrüsen auf dem Labium. Maxillar- und Mandibular-drüsen kommen in weiter Verbreitung bei den Larven vor, für die außerdem noch eine unpaare, prosternal ausmündende Hautdrüse, die Gilsonische Drüse (GilDr), charakteristisch ist. Überhaupt sind sowohl die Larven als die Imagines auffallend reich an Hautdrüsen.

Das mit lateralen Längsstämmen typisch gebaute **Tracheensystem**, das bei den Jugendstadien geschlossen ist, ist bei den Imagines holopneustisch (S. 150).

Die **Hoden** sind fast durchweg paarig und büschelförmig aus je vier oder mehr Follikeln aufgebaut, die Vasa deferentia (Vd) münden nach Aufnahme je einer Anhangsdrüse in den Ductus ejaculatorius (Dej). Die **Ovarien** bestehen aus je einer größeren Anzahl büschelförmig angeordneter polytropher Eiröhren. Eine Bursa copulatrix liegt hinter der Geschlechtsöffnung des 8. Segments und funktioniert auch als Receptaculum. Anhangs- und Vaginaldrüsen sind ausgebildet.

### 30. Ordnung: Lepidoptera, Schmetterlinge (Fig. 225–229)

Das System der Schmetterlinge ist immer noch unsicher und wird fast von jedem Autor etwas anders dargestellt. Sicher ist jedenfalls, daß die alte und in Sammlerkreisen aus praktischen Gründen auch jetzt noch gern gebrauchte Einteilung in Kleinschmetterlinge (Microlepidoptera, Stenmatoncopoda) (Raupen mit Kranzfüßen, Fig. 226) und Großschmetterlinge (Macrolepidoptera, Harmoncopoda) (Raupen mit Klammerfüßen, Fig. 226) keine wissenschaftliche Berechtigung hat. Nach dem Bau der Bindevorrichtung zwischen Vorder- und Hinterflügel werden die ersten 3 Überfamilien als Jugatae (Fig. 228a) den übrigen Überfamilien, den Frenatae (Fig. 228b), gegenübergestellt. Die Jugatae haben nur eine Geschlechtsöffnung im weiblichen Geschlecht. Die Nepticuloidea und Incurvarioidea werden als Monotrysia bezeichnet. Ihre Weibchen haben exopore Genitalien (s. S. 395). Alle übrigen Schmetterlinge besitzen zwei Geschlechtsöffnungen im weiblichen Geschlecht (Fig. 229) und werden daher Ditrysia genannt. Auch die Unterscheidung zwischen Tagfaltern (Rhopalocera, englisch butterfly) und Nachtfaltern (Heterocera, englisch moths) entbehrt einer wirklichen wissenschaftlichen Grundlage.



Über Umfang und Reihung der Familien sowie über die Wertung der übergeordneten Kategorien besteht noch keine Einigkeit. In dem nachfolgend wiedergegebenen System werden die am häufigsten gebrauchten Namen der übergeordneten Kategorien eingeschaltet. Die Zahl der Familien beträgt 104 und mehr. Davon können hier nur die wichtigsten genannt werden. 18 bis 27 Überfamilien wurden aufgestellt. Die Zahl der beschriebenen Arten liegt bei 120000.

**1. Unterordnung: Homoneura** (Jugatae) mit den Überfamilien Micropterygoidea (wegen ihrer kauenden Mundwerkzeuge auch als besondere Ordnung **Zeugloptera** zwischen Trichoptera und Lepidoptera gestellt. Einzige Familie Micropterygidae), Eriocranioidea (auch als eigene Unterordnung **Hoplostomatoptera** aufgefaßt: Eriocraniidae, Mnesarchaeidae, Neopseustidae), Hepialoidea (auch als eigene Unterordnung **Aglostommatoptera** aufgefaßt mit Hepialidae, Wurzelbohrer; Prototheoridae und Palaeosetidae).

**2. Unterordnung: Heteroneura** (Frenatae) (wird auch in zwei Unterordnungen geteilt, nämlich die **Nannolepidoptera** mit den Stigmelloidea (= Nepticuloidea) und den Familien Nepticulidae und Tischeriidae und die **Eulepidoptera** mit den Incurvarioidea und allen übrigen Überfamilien) mit den Überfamilien Nepticuloidea und Incurvarioidea enthaltenden **Monotrysis** und den **Ditrysis**, wozu alle übrigen Heteroneura mit Ausnahme der Incurvarioidea gehören. Die Überfamilien der Ditrysis sind die Cossioidea (Cossidae), Tineoidea (Tineidae), Plutelloidea (Plutellidae, Gracilariidae), Glyphypterygoidea (Aegeriidae = Sesiidae), Psychoidea (Psychidae), Tortricioidea (Tortricidae, Wickler), Castnioidea (Castniidae), Hyponomeutoidea (Hyponomeutidae, Gespinstmotten), Copromorphoidea (Orneodidae, Geistchen), Gelechoidea (Oecophoridae; Coleophoridae, Sackträgermotten), Pterophoroidea (Pterophoridae, Federmotten), Hesperioidea (Hesperiidae, Dickkopffalter), Pyraloidea (Pyralidae, Zünsler, richtiger ist die Namensbildung Pyralidae, doch ist die Schreibweise «Pyralidae» von der Internationalen Kommission für zoologische Nomenklatur bestimmt), Endromidoidea (Endromididae), Bombycoidea (Lasiocampidae, Glucken; Bombycidae, Seidenspinner, Fig. 14), Saturnioidea (Saturniidae, Nachtpfauenaugen oder Augenspinner, Fig. 13c), Papilionoidea (Papilionidae, Ritter; Pieridae, Weißlinge; Nymphalidae, Fleckenfalter (Danainae; Morphinae; Satyrinae, Augenfalter, Lycaenidae, Bläulinge, Geometroidea (Geometridae, Spinner, Fig. 13a), Uranioidea (Uraniidae), Drepanoidea (Drepanidae, Sichelflügler, Thyatiridae = Cymatophoridae), Sphingoidea (Sphingidae, Schwärmer), Cochlidoidea (Cochliidae oder Limacodidae, Asselspinner; Megalopygidae; Epiyropidae), Calliduloidea (Callidulidae), Zygaenoidea (Zygaenidae, Blutströpfchen oder Widderchen), Notodontoidea (Notodontidae, Zahnspinner; Thaumetopoeidae, Prozessionsspinner, auch nur als Unterfamilie der Notodontidae aufgefaßt), Noctuoidea (Arctiidae, Bärenspinner; Lymantriidae, Trägs spinner, Fig. 13b, 157c, 156; Noctuidae, Eulen).

Die Schmetterlinge bilden eine sehr umfangreiche Gruppe euholometaboler, kleiner bis sehr großer Formen (auch die «Kleinschmetterlinge» sind z. T. mittelgroß bis groß, z. B. Cossiden, die «Großschmetterlinge» oft klein), die meist in der Dämmerung (Sphingiden) oder bei Nacht, zum geringen Teil bei Tage fliegen. Typische Tagtiere sind die Rhopaloceren, die Castniden und manche Kleinschmetterlinge, aber auch in den anderen Gruppen gibt es einzelne Tagtiere (z. B. *Macroglossa* unter den Sphingiden). Die Nahrung besteht aus Blütensäften, seltener auch aus Pollen oder ausschließlich aus solchem (Micropterygiden). Es ist daher nicht erstaunlich, daß die Schmetterlinge mit Sicherheit erst im Jura nachgewiesen werden können, ihre Entfaltung muß parallel mit der der Blütenpflanzen erfolgt sein. Heute sind sie über alle Faunengebiete verbreitet, mit besonderer Formenfülle in den wärmeren Ländern. Nur ganz wenige Arten leben als Falter, flügellos oder stummelflüglig, im Wasser (*Acentropus niveus* ♀).

Der Habitus ist, wie die Lebensweise, sehr viel einheitlicher als bei anderen artenreichen Ordnungen. Er wird in erster Linie durch das Schuppenkleid be-

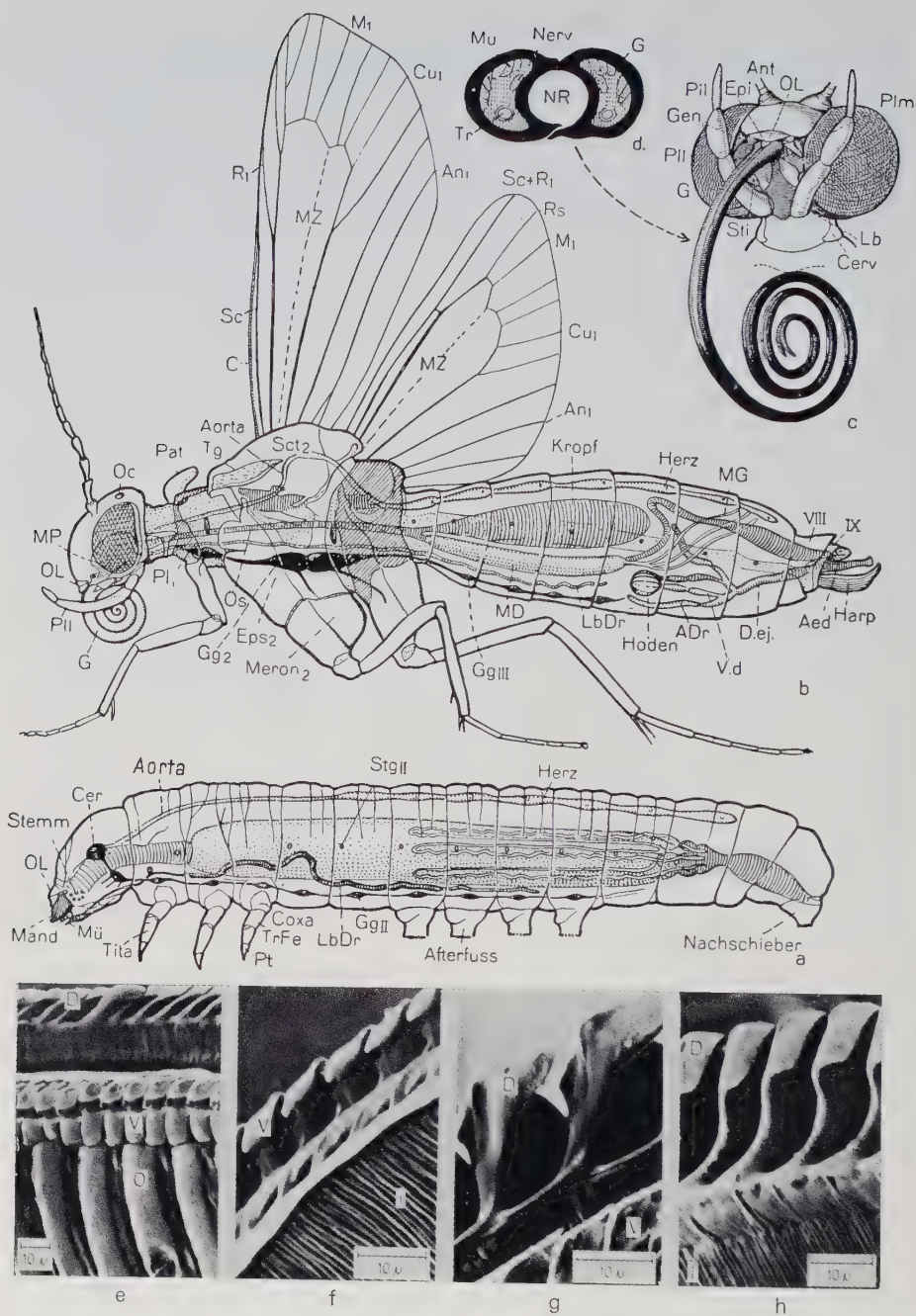


Fig. 225: Lepidoptera.

a Bauplan einer Raupe, Seitenansicht, Darstellung wie gewöhnlich, wichtigste innere Or-

Fortsetzung auf nebenstehender Seite

gane eingetragen. **b** Bauplan eines ♂, Seitenansicht, Flügel verhältnismäßig klein gezeichnet, links entfernt, ebenso Patagia (Pat). Wichtigste innere Organe eingezeichnet (Nervensystem erst vom Prothorax ab), Pro- und Metathorax schraffiert. Rüssel in Ruhestellung. **c** Kopf eines Tagfalters in schräger Ventralansicht, zur Ergänzung von **b** mit etwas weniger eingerolltem Rüssel dargestellt. **d** Querschnitt durch den Rüssel. **e–h** Verzahnung der rechten und linken Galea von *Deilephila elpenor* **e** in Seitenansicht, **f** ventrale Haken und innere Galeawand, **g** dorsale Haken, **h** dorsale Haken gedreht. (**c** nach PFURTSCHNELLER aus WEBER, **e–h** Aufnahmen mit dem Scanning-Elektronenmikroskop nach HEPBURN 1971). D = dorsale Bindung, Epi = Epipharynx, I = innere Galeawand, O = äußere Galeawand, Pt = Praetarsus, Tita = Tibiotarsus, TrFe = Trochanterofemur, V = ventrale Bindung. Andere Abkürzungen im Text und S. IX–XI.

stimmt, das sich über den Rumpf, die Beine und die Flügel ausbreitet und die meist nicht besonders stark sklerotisierte, bei primitiven Formen zwischen den Schuppen mit feinen Stacheln (unechte Haare) besetzte Kutikula vollkommen verdeckt. Das Schuppenkleid ist auch Träger der Färbung, die, in größter Mannigfaltigkeit auftretend, den recht eintönigen Formhabitus ins Unendliche variiert, da die ungleich pigmentierten (S. 23) und oft mit farberzeugenden Strukturen versehenen Schuppen zu den verschiedensten Mustern zusammentreten können, deren Morphologie und Entwicklungsphysiologie oben schon geschildert wurde (S. 23, 34, 233; s. auch Schutztrachten S. 40, 511). Im übrigen wird der Habitus von der Größe, dem Schnitt und der Ruhehaltung der Flügel (S. 218), von der Form und Länge der Antennen, von der Dick- oder Dünnleibigkeit, meist aber nicht von den Beinen bestimmt, die in der Ruhehaltung kaum hervortreten. Eine Ausnahme bilden die Federmotten, die mit abgespreizten, längs zusammengelegten Flügeln sitzen und mit ihren langen Beinen wie weiße Schnaken aussehen. Hörner und andere Bildungen dieser Art kommen nicht vor.

Die **Keimesentwicklung** ist durch den Langkeim ohne Segmentbildungszone und durch Immersion des Keimstreifs gekennzeichnet, die **Metamorphose** ist eine Euholometabolie.

Die Larven, Raupen genannt, sind entweder nackt (Papilioniden, Sphingiden, Noctuiden, viele Kleinschmetterlinge) oder mit Warzen, Dornen, langen Haaren, Borsten oder Borstenbüscheln besetzt und zeigen oft bunte Färbung und Zeichnung (Verbergtrachten häufig). Mit Ausnahme gewisser Pyralidenraupen (*Paraponyx*), die unter Wasser durch Tracheenkiemen atmen, leben sie auf dem Lande, in der Regel von Blättern, in denen viele Kleinschmetterlinge minieren, doch auch in Wurzeln (Hepialiden) oder oberirdischen verholzten Teilen bohrend (Cossiden) oder von trockenen Samen und Früchten. Einige Arten sind auf andere Stoffe spezialisiert, die Raupe von *Tineola bisselliella* lebt von Horn (s. S. 456), die von *Galleria* von Bienenwaben (S. 99), ein anderer Zünsler (*Bradypodicola*) lebt im Fell von Faultieren, möglicherweise von den dort vorhandenen grünen Algen, und die tropischen Epipyropiden, deren systematische Stellung unsicher ist, reiten auf Kleinzikaden (Delphaciden) und nehmen deren zuckerhaltigen Kot zu sich. Viele Bläulingsraupen sind Ameisengäste (S. 482), einige davon sind Räuber.

Die **typische Raupe** (Fig. 225a) ist walzenförmig, mit fast orthognathem Kopf, und polypod, d.h. sie hat außer den kurzen, unvollständig gegliederten, einklauigen Thorakalbeinen deutlich vom Rumpf abgesetzte, aus Anlagen von Abdominalgliedmaßen entstandene Afterfüße (Bauchfüße) am 3.–6. und ein Paar von Nachschiebern (Pygopodien) am 10. Hinterleibsring.



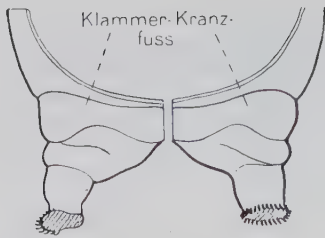


Fig. 226: Die beiden Haupttypen der Afterfüße der Raupen, schematische Vorderansichten.

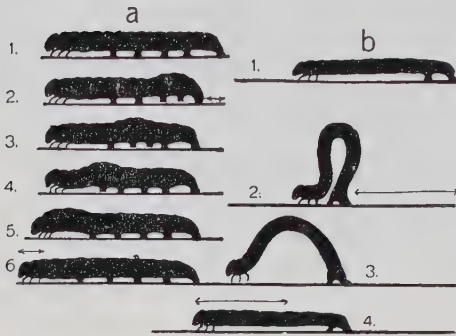


Fig. 227: a Gewöhnliche Kriechbewegung einer Raupe, in einzelnen Phasen (1-6) dargestellt. b Spannende Fortbewegung einer Geometridenraupe (1-4). (Nach WEBER).

Nur die Micropterygiden zeigen eine größere Zahl von (stylusförmigen) Afterfüßen, bei den Hepialiden und den Kleinschmetterlingen sind die Afterfüße coronate **Kranzfüße**, d.h. um die sohlenartige Endplatte, die *Planta*, ordnen sich krallenförmige, unechte Borsten zu einem vollständigen Kranz (Stemmatoncopoda), bei den anderen Formen (Harmoncopoda) sind sie semicoronate **Klammerfüße**, d.h. die Endplatte trägt nur lateral Borsten (Fig. 226). Nicht selten, z.B. bei vielen Noctuiden- und Geometridenraupen ist die Zahl der Afterfüße verringert. Die Geometriden, die deren nur zwei Paare am Hinterende haben, zeigen dementsprechend nicht das wellenartige Kriechen der gewöhnlichen Raupen (Fig. 227 a), sondern ein «Spannen», wie es in Fig. 227 b dargestellt ist. Bei vielen minierenden Raupen sind die Afterfüße und nicht selten auch die Brustbeine stark oder ganz reduziert.

Die Mundwerkzeuge der Raupe sind kauend, mit beweglicher Oberlippe und kräftig gezähnten Mandibeln. Die Endteile der Maxille und des Labiums sind sehr kurz kegelförmig, das Labium trägt an seiner Spitze in Gestalt eines Fortsatzes die Ausmündung (Mü) der paarigen Labialdrüse, die als Spinn-drüse dient. Sie ist lang schlauchförmig, hat einen kleinen Nebenlappen und einen unpaaren Ausführ-gang, der nahe der Mündung ein zur Seidenpresse umgestaltetes Salivarium bildet. Die im Feinbau den Ommatidien von Komplexaugen ähnlichen Stemmata liegen jederseits nahe bei den Mandibeln, im charakteristischen Fall je 6. Bei den minierenden Raupen kann die Zahl auf zwei oder eins (Eriocraniiden) reduziert sein. Bei *Tineola* fehlen sie ganz.

Die Puppe folgt meist auf das 4. Raupenstadium, doch ist die Häutungszahl oft nicht eindeutig festgelegt (S. 225). Die Puppe ist nur bei den Micropterygiden und Eriocraniiden eine Pupa dectica, sonst stets eine  $\pm$  starre Mumienpuppe (Pupa obtecta, Fig. 130g), die in der Regel in einem von der Larve hergestellten, verschieden dichten Seidenkokon ruht.

Seltener (bei den Tagfaltern) hängt sie als Stürzpuppe frei mit dem Kopf nach unten, mittels Häkchen des Hinterendes (Cremaster, Fig. 134c) in einem kleinen Gespinstfleck verankert (*Vanessa*, *Morpho* u.a.) oder, außerdem mit einem Seidenfaden an einem senkrecht oder schräg stehenden Gegenstand befestigt, als Gürtelpuppe mit dem Kopf nach oben (*Papilio*, *Pieris* u.a.). Dornen und Hakenkränze, mit deren Hilfe sich die Puppe vor dem Schlüpfen (S. 229) aus dem Kokon schiebt, gibt es bei den Monotrysiern und anderen primitiven Formen, bei den übrigen eröffnet erst der Falter auf verschiedene Weise den Kokon, die Puppen sind glatt. Tonerzeugung durch Stridulation oder auf andere Weise ist nicht selten, selbst bei sonst ganz starren Puppen bleibt der Hinterleib schwenkbar und kann die nötigen Bewegungen vollführen.

Der frei bewegliche orthognathe **Kopf** der **Imago** (Fig. 225b) trägt vorquellende, eukone Komplexaugen, die besonders bei Nachtfaltern sehr groß sein können und bei ihnen typische Superpositionsaugen mit ausgeprägter Pigmentwanderung darstellen. Ozellen kommen, in 2-Zahl, häufig vor. Die Antennen sind vielgliedrig fadenförmig (bei den Adeliden extrem lang), borstenförmig, keulenförmig, einfach oder doppelt gekämmt und häufig ausgesprochen sexualdimorph. Die Mundwerkzeuge sind nur bei den Micropterygiden, die von Pollen leben, noch ziemlich typisch kauend, bei den übrigen Lepidopteren (Fig. 225c) sind die Mandibel mehr oder weniger stark, in der Regel sogar vollständig, reduziert, ebenso die Ladenteile des Labiums, dessen Basalteile (Lb) einen Hinterhauptsverschluß bilden und die groß gebliebenen, am Ende mit einer Riechgrube versehenen Labialpalpen (PlI) tragen. Klein sind die Basalteile der Maxillen (Stipes [St]), winzig die Maxillarpalpen (Plm), reduziert in der Regel die Lacinien, während die stark verlängerten Galeae den Saugrüssel bilden.

Die Medialseiten sind rinnenartig vertieft und legen sich, von vorderen und hinteren Schließen (Fig. 225e-h) zusammengehalten, zu einem vollkommenen Rohr (NR) aneinander, das in der Ruhe durch die eigene Elastizität seiner Wände (durch Einlagerung von Resilin in seine Kutikula, s. S.17) sich uhrfederartig einrollt (Fig. 225b), zum Gebrauch aber durch Muskeln, die seine Hohlräume schräg durchsetzen, und durch Blutdruck gestreckt werden kann. Das Rohr öffnet sich proximal in die Mundpumpe (MP), ein aus dem Cibarium und dem Vorderpharynx entstandenes, mit äußerst kräftigen Dilatatoren ausgestattetes Organ, das die Blütensäfte durch das Rüsselrohr aufsaugt. Bei kurzlebigen Faltern ist der Rüssel häufig verkürzt oder gar ganz reduziert.

Im **Thorax** ist der **Prothorax** sehr wenig sklerotisiert, besonders in der Tergalregion, wo das Notum nur durch einen schmalen Skleritstreifen und ein Spangengepaar, das ihn mit den Pleuren (Pl<sub>1</sub>) verbindet, vertreten ist (Fig. 225b).

Allerdings treten auf der Rückseite des Segments schuppenförmige Hautlappen, die **Patagia** (Pat), auf, die das fehlende Halsschild ersetzen. Entsprechende Bildungen liegen als **Tegulae** (Tg) an den Vorderflügelwurzeln, sie sind aus Hautpolstern entstanden, die, bereits bei Neuropteren und Mecopteren an der gleichen Stelle sichtbar, sich zu spitz ausgezogenen, das Flügelgelenk schützend überwölbenden Deckeln auswachsen.

Der **Mesothorax** übertrifft, namentlich in der Tergalregion, und besonders ausgesprochen bei den Sphingiden, weniger deutlich bei den Tagfaltern und am wenigsten bei den Jugaten, den Metathorax an Größe und wölbt sich entsprechend stark über ihn empor.

Im übrigen gleicht der **Pterothorax** (Fig. 225b) äußerlich fast vollkommen dem der Trichopteren, die Hüften sind aber, besonders bei den Tagfaltern, noch enger an den Rumpf angeschlossen. Unter den Flugmuskeln herrschen die indirekten

vor, wenn auch die direkten keineswegs so stark rückgebildet sind wie bei den Hymenopteren, denen gegenüber auch die indirekten Muskeln sehr reich gegliedert sind. Ein lateraler dorsaler Längsmuskel ist im Mesothorax vorhanden, spielt aber im Gegensatz zu den Hemipteren und Coleopteren keine wichtige Rolle.

Die Vorderflügel sind, wenigstens bei den Frenaten, viel größer als die Hinterflügel. Beide sind sehr flächig entwickelt, aber arm an Adern, besonders an Queradern. Kennzeichnend ist der bei allen Frenaten auftretende Schwund des basalen Teils der Media (in Fig. 225b gestrichelt), durch den eine große Medialzelle (MZ = Discoidalzelle) und schließlich eine vom Radius zum Cubitus durchlaufende Querader entsteht (Discoidalquerader). Das Analfeld ist auch im Hinterflügel, wo es oft noch faltbar ist, klein.

Während des Fluges werden die Flügel synchron meist nach Art des Hymenopteren typs schnell schwirrend bewegt, besonders deutlich bei den Sphingiden («Schwärmer»), und sind durch Bindevorrichtungen gekoppelt, deren wichtigste Typen Fig. 228 zeigt. Im ersten Fall (a), bei den Jugaten, faßt das lappenförmige Jugum des Vorderflügels unter den Vorderrand des Hinterflügels, im zweiten Fall (b, c), bei den Frenaten, greift ein aus einer (♂) oder mehreren (♀) Borsten des Hinterflügelrandes bestehendes Frenulum in ein Retinaculum des Vorderflügels, das (beim ♀) aus Haaren oder (beim ♂) einem gerollten Hautlappen besteht. Vielen Frenaten fehlen Bindevorrichtungen ganz, besonders den Rhopaloceren, die überhaupt einen anderen, allerdings durch Übergänge mit dem gewöhnlichen verbundenen Flugtyp verkörpern. Ihre breitflächigen Flügel können im Gelenk wenig gedreht und daher in der Ruhe nicht nach rückwärts gelegt werden, die Schlagfrequenz ist geringer, die Neigung zum Segelflug stärker, die notwendigen Querachsendrehungen des Thorax werden durch Auf- und Abschlagen des ganzen Hinterleibs erreicht, die Muskeln, die das Abdomen gegen den Thorax bewegen, sind zu «Flugmuskeln» geworden, ein ausgeprägtes Basalgelenk des Abdomens ist vorhanden.

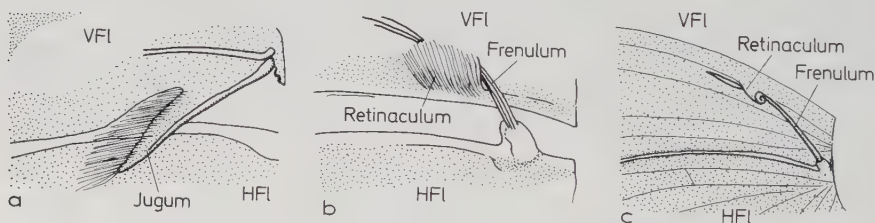


Fig. 228: Die beiden Typen von Bindevorrichtungen zwischen dem Hinterflügel (HFI) und dem Vorderflügel (VFI) der Schmetterlinge. a Jugaten. b und c Frenaten, b ♀, c ♂.

In der Ruhe schlagen die Tagfalter die Flügel aufwärts (Fig. 23), seltener halten sie sie ausgebreitet (Wärmeregulation, S. 429). Die Unterseite zeigt dementsprechend meist Verbertracht (Fig. 23). Mäßig weit gespreizt halten die Geometriden, nach rückwärts gelegt die meisten anderen Falter die Flügel. Sie zeigen dementsprechend Verbertrachten hauptsächlich auf den Vorderflügeln, welche die Hinterflügel in der Ruhe decken. Lebhaft gefärbte, Ungewohnt- und Schrecktrachten (S. 512) haben ihren Sitz vorwiegend auf den Hinterflügeln (bei den Tagfaltern auf der Oberseite) und werden vielfach erst auf Störungen hin gezeigt (*Smerinthus ocellata*).

Flügelreduktion kommt nur bei den ♀♀ mancher Formen, z.B. bei gewissen Spinnern (*Orgyia*), Geometriden (Frostspanner) und den Psychiden vor, deren ♀♀ in einer köcherartigen Hülle stecken und auch weitgehend reduzierte Beine haben. Rüsselreduktion und Verringerung der Flugfähigkeit pflegen Hand in Hand zu gehen.



Die **Beine** sind schlanke Schreitbeine mit 5gliedrigem Tarsus, zwei Klauen, und meist mit Arolium und zwei Pulvillen («Nebenkrallen»). Die Vorderbeine tragen meist einen Putzsporn (Schienblatt), sind aber bei manchen Noctuiden und vielen Tagfaltern zu krallenlosen Putzpfeoten umgebildet. Bei gewissen Hepialiden-♂♂ (*Hepialopsis*) ist das Hinterbein zu einem tarsenlosen Duftbein geworden, dessen keulenförmige, drüsenhaltige Tibia in der Ruhe in einer Tasche der Hinterleibsbasis steckt.

Das **Abdomen**, dessen 1. Segment nur bei den Jugaten ein sklerotisiertes Sternum besitzt und stets an der Basis verdünnt erscheint, ist beim ♀ vom 7. Segment ab zu einer oft sehr lang ausstreckbaren Legeröhre umgestaltet, die terminal den After trägt. Beim ♂ (Fig. 225b) ist das 9. Segment stark reduziert, trägt aber kräftige Harpagonen (Harp), zwischen denen der Aedeagus zum Vorschein kommt, und dorsal davon die Reste der Endsegmente mit dem After.

Das Gehirn (s. S. 242) reicht bei der Jungraupe oft sehr weit in den Thorax hinein, das **Bauchmark** zeigt, bei der Raupe in geringerem Maß als beim Falter, eine ± ausgesprochene Konzentration der ersten Abdominalganglien und des meta- auf das mesothorakale Ganglion. Außerdem verschmelzen die letzten Abdominalknoten miteinander, so daß bei den Hepialiden nur fünf, bei den anderen Schmetterlingen vier freie abdominale Knoten zu unterscheiden sind (Fig. 225b). Tympanalorgane kommen in verschiedener Ausprägung an der Hinterleibsbasis vor (Pyraloidea), bei den Noctuoidea beteiligt sich der Thorax (Mesopostphragma) an der Bildung innerer Schallräume. Die Organe dienen ausschließlich oder vorwiegend der Wahrnehmung der Pfeiftöne der Fledermäuse, der ärgsten Feinde des fliegenden Nachtfalters (vgl. S. 135). Tonerzeugung durch Stridulation ist bei den Schmetterlingen nicht häufig, der Totenkopffalter *Acherontia atropos* kann einen pfeifenden Schrei ausstoßen, der nicht auf Stridulation beruht, sondern durch Einsaugen von Luft in den Pharynx hervorgerufen wird.

Der **Darm** (Fig. 225a, b), der bei der Raupe einen muskulösen Ösophagus ohne Proventrikel und Kropf, einen langen weiten Mitteldarm und kurzen Hinterdarm hat, ist bei der Imago, der anderen Ernährungsweise entsprechend, vollkommen anders gestaltet. Der Ösophagus ist lang und dünn, am Ende bildet er einen Kropf, der bei höherstehenden Formen ein großer Blindsack mit engem Hals ist und als Nahrungsspeicher dient (sog. Saugmagen). Der Mitteldarm ist verhältnismäßig kurz und nicht sehr weit, der Hinterdarm ziemlich lang, mit einem wenig erweiterten Rectum, das 6–200 einfache Rectalpapillen enthält. Die sechs Malpighigefäße münden bei der Raupe und der Imago jederseits zu dreien in einen Sammelgang, sie schlängeln sich bei der Raupe am Mitteldarm entlang und erreichen oft mit ihrer Spitze wieder den Hinterdarm. Die **Labialdrüsen** sind beim Falter lange schlauchförmige Speicheldrüsen, bei der Raupe, der auch Mandibulardrüsen zukommen, Spinndrüsen (s. S. 91). **Hautdrüsen** in verschiedener Lage kommen bei Raupen vor (z.B. Verson-Drüsen und Gifthaare, Fig. 53f), in weiterer Verbreitung findet sich eine den Gilsonischen Drüsen der Trichopterenlarven homologe unpaare prothorakale Drüse. Drüenschuppen und komplexe Duftdrüsen, meist mit Drüenschuppen als Elementen, gibt es als sexuelle Lock- oder Reizdrüsen beim ♀ bzw. ♂. Das **Tracheensystem** enthält laterale Längsstämme und öffnet sich beim Falter mit zwei thorakalen und 6–8 abdominalen Stigmen nach außen, bei der Raupe bleibt das 2. thorakale Stigma geschlossen, die acht abdominalen sind vollzählig vorhanden (Peripneustier, Fig. 90, III<sub>1a</sub>). Das Herz durchsetzt das Abdomen in seiner ganzen Länge, die Aorta macht beim Falter im Thorax einen hohen Bogen.

Die **Hoden** sind nur bei manchen Gruppen paarig, meist vereinigen sie sich frühzeitig, indem sich ihre in diesem Fall stets zu je vieren vorhandenen Follikel eng zusammenlegen (Fig. 225b) oder gar schraubig ineinander drehen (Sphingiden). Die **Vasa deferentia** bleiben stets paarig, nehmen die Anhangsdrüsen auf und laufen in den Ductus ejaculatorius aus, der seinerseits in die oft weit austülpbaren komplizierten Endophallusbildungen mündet. Die **Ovarien** bestehen in der Regel aus je vier, seltener aus mehr büschelförmig angeordneten, langen, stets polytrophen Eiröhren.

Die weibliche **Geschlechtsöffnung** ist bei den *Jugatae* einfach, hinter dem 9. Segment gelegen und mündet mit dem Enddarm zusammen in eine Kloake (die Endsegmente sind weitgehend reduziert). Dasselbe Verhalten oder wenigstens weitgehende Annäherung der Geschlechtsöffnung an den After findet man auch bei vielen *Ditrysia*, doch haben diese stets noch eine weitere, sekundär entstandene, weiter vorn, am oder hinter dem 8. Sternit gelegene Geschlechtsöffnung (Fig. 229), die, als *Ostium bursae* (OB, Gonoporus) bezeichnet, bei der Kopulation in Tätigkeit tritt, während die andere, relativ ursprüngliche Geschlechtsöffnung als *Ooporus* (O.P.) nur noch der Eiablage dient. Die Bursa, ursprünglich eine ventrale Ausstülpung des aus Eiergang, Vagina und Genitaltasche zusammengesetzten ektodermalen Teils der Geschlechtswege, in den außerdem noch die paarigen Anhangsdrüsen (Kittdrüsen, ADr) und das unpaare Receptaculum münden, tritt also sekundär mit der Oberfläche in offene Verbindung. Durch das *Ostium bursae* (O.B.) und den Ductus bursae (B.H.) dringt bei der Begattung der Penis des Männchens ein. Das Sperma wird in einer ziemlich festen, zähen Hülle, der Spermatophore, einer Ausscheidung von Anhangsdrüsen des männlichen Genitalapparates, verpackt, in den Körper der Bursa copulatrix (B.C.) gebracht. Hier wird die Spermatophore durch die Bursamuskulatur ausgepreßt. Verstärkt wird diese Wirkung durch das

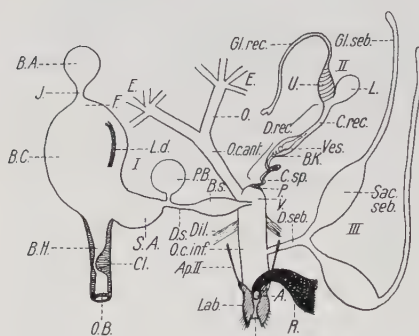


Fig. 229: Schema des Genitalapparates eines weiblichen Schmetterlings mit zwei Geschlechtsöffnungen. Die Bursa copulatrix ist nach links heraus gezogen. O.B. liegt eigentlich unmittelbar vor A. Die in Klammern gesetzten Anhangsorgane sind nur bei einzelnen Arten ausgebildet. I Bursa copulatrix, II Receptaculum seminis, III Kittdrüsen (mit deren Sekret das Ei vor der Ablage beschmiert und an der Unterlage festgeklebt wird). A = Anus, Ap = Apophyse, (B.A. = Bursaanhang, Caput bursae), B.C. = Corpus bursae, Bursakörper, B.H. = Ductus

bursae, Bursahals, B.K. = Befruchtungskanal, (B.s. = Bursa seminalis), (Cl = Clitoris, Chitinpapille zum Verschluß des Bursahalses), C.rec. = Canalis receptaculi, C.sp. = Canalis spiralis, Dil. = Dilator des Vestibulum, D.rec. = Ductus receptaculi, D.s. = Ductus seminalis, D.seb. = Ductus sebaceus, E = Eiröhrenende, F = Fundus bursae, Gl.rec. = Glandula receptaculi, Gl.seb. = Glandulae sebaceae, (J = Jugum), (L = Lagena), Lab. = Legeröhrenklappen, (L.d. = Lamina dentata, Signum), P = Papille des Receptaculumganges, P.B. = Pseudobursa, O = Oviduct, O.c.ant. = O. communis anterior, O.c.inf. = O. communis inferior, Vagina, R = Rectum, (S.A. = seitlicher Bursaanhang), Sac. seb. = Saccus sebaceus, Kittdrüsenreservoir, U = Utriculus, V = Vestibulum, Ves. = Vesicula, trichterförmige Ursprungsstelle des B.K. und C.sp. (Nach WEIDNER 1934).

Bursasekret, das oft in einem besonderen Anhang (B. A.) gespeichert wird. Wo die Spermatophorenhülle sehr hart ist, wird sie durch die mit Zähnchen versehenen *Laminae dentatae* (L. d.) (Signum) aufgerissen und dann eingedrückt. Das Sperma, das durch seine eigene Bewegungsfähigkeit den Ductus seminalis (D. s.) erreicht hat, wird durch dessen Kontraktionen in das Vestibulum (V) befördert. Es findet durch positive Chemotaxis seinen Weg in das Receptaculum seminis (II). Der untere Teil des Ductus receptaculi (D. rec.) zerfällt in zwei nebeneinander verlaufende Kanäle, einen weiten, den Canalis spiralis (C. sp.), und einen engen, den Befruchtungskanal (B. K.), die sich etwa in der Mitte des Ductus receptaculi zu einem Canalis receptaculi (C. rec.) vereinigen. Der Befruchtungskanal ist fast immer, der Canalis spiralis bisweilen stark spiralförmig gewunden. Das Sperma wandert durch den Canalis spiralis in das Receptaculum. Die Befruchtung der Eier erfolgt im Vestibulum. Das Receptaculum preßt durch Kontraktionen seiner Wandung das Sperma auf das Ei durch den engen Befruchtungskanal aus, der auf die Mikropyle des Eies durch die Receptaculumpapille (P) gedrückt wird. Durch den engen Befruchtungskanal wird das Sperma dosiert. Das Sekret der paarigen Anhangsdrüsen dient zum Ankleben der Eier auf der Unterlage und hat wohl auch eine antibiotische Wirkung (angeblich dient es auch als Medium für die Überwanderung der Spermien vom Ductus seminalis in den Ductus receptaculi). Bei den exoporen Genitalien der Monotrysia wird das Sperma in einer Bursa gegeben, die nicht durch einen Ductus seminalis mit der Vagina verbunden ist. Das Sperma verläßt daher die Bursa durch deren Ostium und wandert durch eine Rinne und die Genitalarmatur in die Vagina ein. Parthenogenese in verschiedener Form ist nicht selten (S. 274ff.).

Antliophora (Mecoptera + Diptera + ?Siphonaptera)

Sie bilden eine Gruppe, die schon im Mesozoikum durch mecopterenähnliche Formen reich vertreten war. Sie sind gekennzeichnet durch die Entwicklung einer Samenpumpe, starke Reduzierung der Beine bei ihren Larven, Fehlen der Retraktormuskeln des Hypopharynx und der Ventralmuskeln des gemeinsamen Ausführungsganges der Labialdrüsen bei den Larven, den Bau des hinteren tergalen Flügelgelenkstücks, Reduktion der Galea der Maxillen und Verminderung der Labialpalpenglieder auf zwei. Die Zugehörigkeit der Siphonoptera zu den Antliophora ist wegen ihrer Sgliedrigen Labialpalpen, des Vorhandenseins des tergalen Beinremotors und Fehlens der für die Larven der Mecoptera charakteristischen Tergogalealmuskeln zweifelhaft.

### 31. Ordnung: Mecoptera, Schnabelhafte (Skorpionsfliegen) (Fig. 230)

Die kaum mehr als 350 Arten umfassende Ordnung wird in 7 Familien eingeteilt, von denen nur die Meropidae, Panorpidae und Bittacidae genauer bekannt sind. Sie sind kleine bis mittelgroße schlanke Insekten, deren Imagines als Aasfresser oder Räuber von anderen Kleintieren leben, lebhaft beweglich sind und gelbgrüne bis graubraune Färbung mit dunklen Binden- oder Fleckenzeichnungen auf dem Rumpf und den sonst glasklaren Flügeln haben. Die Körperdecke ist schwach sklerotisiert und reich an verstreuten Hautdrüsen, aber arm an Haaren. Die Boreidae (Winterhafte) mit verkürzten Flügeln treten auf dem Schnee auf.

Die Larven haben wenig gegliederte kurze Thorakalbeine und stummelförmige Beinreste am Abdomen (Fig. 230a, Stu), sind langgestreckt und daher im ganzen raupenähnlich, zeichnen sich aber durch eine zangenartige, aus der Aftergegend vorstülpbare Pygidialvorrichtung aus (Pyg). Spitze Warzen oder Dorne können an einigen (Fig. 230a) oder vielen Segmenten vorkommen. Die Puppe ist eine Pupadectica und ruht in der Erde.



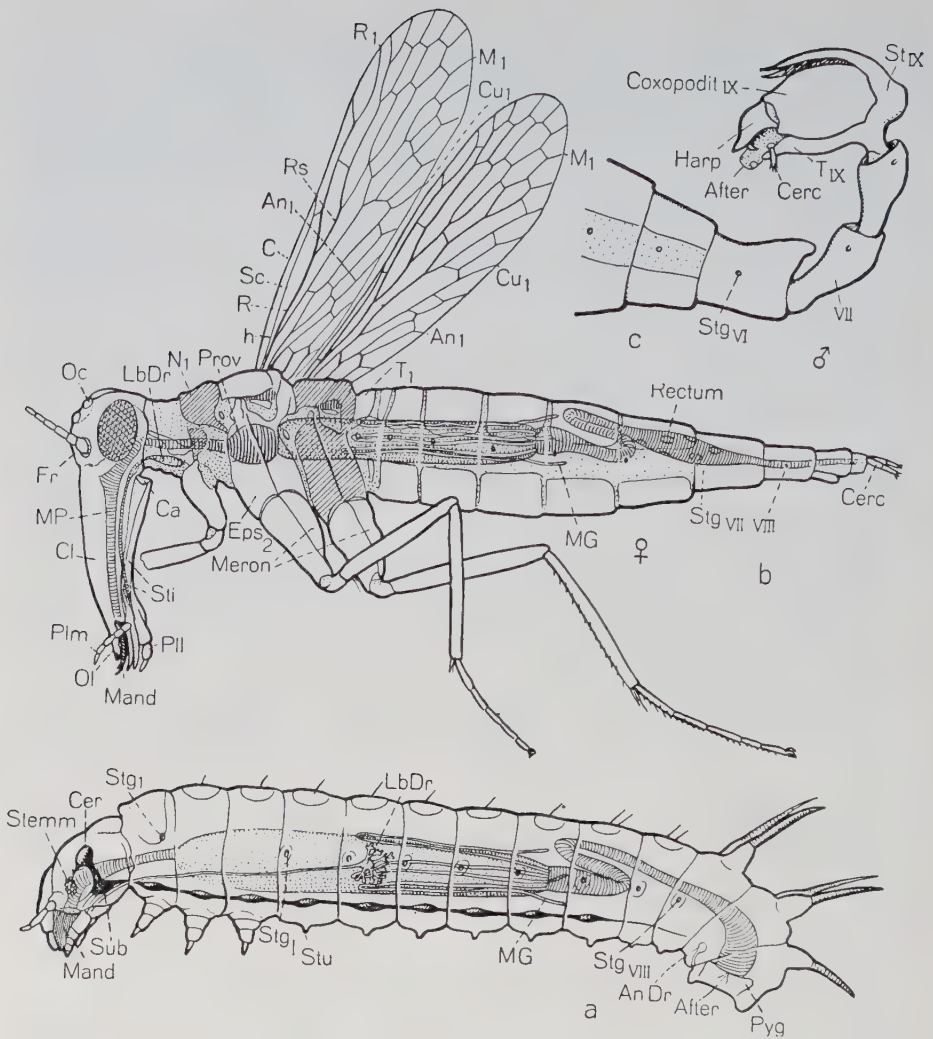


Fig. 230: **Mecoptera** (Panorpidae). Eutypischer Bauplan, Seitenansicht. **a** Larve, wichtigste innere Organe eingetragen. **b** ♀, Darm und Labialdrüsen eingetragen, Flügel im Verhältnis zum Rumpf zu klein, Kopf zu groß gezeichnet, Pro- und Metathorax schraffiert. **c** ♂, Hinterende. In **b** ist StgVII unmittelbar über dem Ende des Hinweisstrichs zu suchen. MP = Cibarialpumpe, andere Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Der von einer Postgenalbrücke ventral verschlossene **Kopf** ist bei der Imago, im Gegensatz zu dem prognathen Kopf der Larve, der typisch kauende Mundteile trägt, orthognath und mehr oder minder ausgesprochen zu einem Rostrum verlängert.

An dieser Verlängerung, die bei den aassfressenden Panorpiden am deutlichsten ist, nehmen außer dem Clypeus und den Genae die Basalteile der Maxillen und des Labiums

teil, die die Rückwand des Rostrums bilden (Fig. 230b), nicht aber die Mandibeln. Diese bleiben meist als schwache Beißmandibeln erhalten (*Panorpa*) oder werden, bei den räuberischen Bittaciden, zu dolchförmigen Stechborsten umgebildet.

Die Komplexaugen sind groß, eukon mit weichen terminalen Kegeln, sie werden bei den Larven durch eine auffällig große, komplexaugenähnliche Gruppe von gegen 30 Stemmata vorgebildet (s. S. 122). Drei Ozellen (Oc) können vorkommen. Die Antennen, bei den Larven sehr kurz, werden bei den Imagines vielgliedrig fadenförmig.

Im **Thorax** sind die geflügelten Segmente, die durch nach vorne geneigte lange und durch die mit ihnen fast unbeweglich verbundenen Spalthüften noch verlängerte Pleuren ausgezeichnet sind, unter sich gleich groß. Der Prothorax hingegen ist verkleinert, was insbesondere an seinem Notum auffällt ( $N_1$ ).

Die **Flügel** sind unter sich fast völlig gleich, schmal, mit stark verzweigtem Sector radii (Rs) und kleinem, nicht faltbarem Analfeld (s. im übrigen Fig. 230b). Sie sind während des Flugs miteinander verkoppelt und werden durch eine reich gegliederte Muskulatur, die noch zahlreiche, direkte Flugmuskeln enthält, bewegt. Flügelreduktion gibt es bei Boreiden (*Boreus*) und Bittaciden (*Apterobittacus*).

Die **Beine**, die sich gewöhnlich als schlanke einfache Schreitbeine mit 5gliedrigem Tarsus, zwei gezähnten Krallen und Arolium darstellen, sind bei den Bittaciden zu Schlingenfängerbeinen geworden, deren einklauige Tarsen sich lassoartig um das Beutetier schlingen und die auch beim Klettern an Halmen entsprechend gebraucht werden können.

Der **Hinterleib**, dessen Basalsegmente besonders auf der Bauchseite stark reduziert sind, verjüngt sich beim ♀ zu einer freigetragenen Legeröhre, deren Endsegmente (X und XI) als Analkegel am Ende den After und ein Cercipaar tragen. Das 9. Segment bildet mit seinem Tergit die Basis dieses Kegels, das Sternit schließt als atypische Subgenitalplatte eine Genitalkammer ab, in die außer der Vagina das langstielige Receptaculum, eine Bursa copulatrix sowie eine Anhangsdrüse (alle unpaar) einmünden und in der auch ein als Rest einer Gonapophyse gedeutetes Anhangspaar liegt. Die **Ovarien** bestehen aus je acht traubig angeordneten, meist deutlich polytrophen, bei *Boreus* anscheinend panoistischen Eiröhren. Die **Hoden**, die aus je 3–8 Follikeln bestehen, sind von einer Hülle umgeben, die beiden Hoden gemeinsam sein kann (Bittaciden, Boreiden), die Vasa deferentia liegen z.T. geknäuelt in dieser Hülle, z.T. laufen sie frei und sind eine Strecke weit zur Vesicula seminalis erweitert, ehe sie in den Ductus ejaculatorius münden. Mehrere Anhangsdrüsen sind vorhanden, der Mündungsapparat ist außergewöhnlich kompliziert. Das 9. Segment des ♂, das meist (Boreiden, Panorpiden) stark verdickt ist und erhoben getragen wird (Skorpionsfliegen, Fig. 230c), besitzt mächtige Coxopodite mit Harpagonenzangen (Harp), zwischen denen der reduzierte Analkegel mit den Cerci und ein Genitalfeld liegt, auf dem der Ductus ejaculatorius mit einer sehr eigenartigen Samenpumpe ausmündet. Ein Penis fehlt, zwei als Parameren bezeichnete Anhangspaare sind vorhanden.

Das **Nervensystem** (Fig. 230a) zeigt auch bei der Imago nur eine Verschmelzung der letzten drei Abdominalganglien, im Gehirn finden sich, wenigstens bei *Panorpa*, zweibecherige Pilzkörper, das **Tracheensystem** mündet durch 9–10 Stigmenpaare nach außen, deren zweites bei der Larve verschlossen ist (Peripneustier, Fig. 90, II<sub>1a</sub>). Der **Darm** beginnt hinter dem bei der Imago als mächtige Saugpumpe entwickelten Cibarium (MP) mit einem Pharynx, dessen hinterer Abschnitt mit starken Dilatatoren ausgestattet ist und die Cibarialpumpe beim Aufsaugen der extraintestinal verdauten Nahrung unterstützt. Der Proventri-

culus, der der Larve fehlt, ist eine Seihvorrichtung mit langen inneren Borsten, der Mitteldarm ist einfach, die Zahl der Malpighigefäße, die sich schleifenförmig an jenen legen, beträgt sechs. Der Enddarm erweitert sich bei der Imago zu einem Rectum mit sechs doppelwandigen Hohlpapillen. Die **Labialdrüsen** (LbDr) sind bei der Larve verzweigt, beim ♀ klein, beim ♂, wo sie als Reizdrüsen vor der Kopulation dienen (*Panorpa*) und ein vom ♀ verzehrtes Sekret aussondern, sehr groß. Die Larve besitzt eine Analdrüse (ADr).

## 32. Ordnung: Diptera, Zweiflügler (Fig. 231–236)

Die Dipteren stellen mit weit über 80000 beschriebenen Arten die kleinste der vier großen Holometabolen-Ordnungen dar. Sie enthalten winzige bis mittelgroße Formen und sind über alle Faunengebiete verteilt. Als Imagines leben sie von Pflanzensäften, als Räuber oder Blutsauger. Die letzteren suchen meistens den Wirt nur zur Nahrungsaufnahme auf. Daneben gibt es aber auch einige Gruppen permanent parasitisch lebender Tiere (z.B. Pupipara, vgl. S. 415 und 484). Ihre Larven haben fast alle denkbaren Lebensräume erobert. Die Dipteren werden in über 120 Familien eingeteilt, wovon in der folgenden von W. HENNING stammenden systematischen Übersicht nur die wichtigsten genannt werden.

**1. Unterordnung: Nematocera (Mücken)** (vielleicht keine im engeren Sinne monophyletische Gruppe)

1. Tipulomorpha mit den Familien Trichoceridae, Tipulidae, Cyndrotomidae, Limoniidae (= Limnobiidae)

2. Psychodomorpha: einige Familien: Blepharoceridae (Netzmücken; Verwandtschaftsbeziehungen ungeklärt), Ptychopteridae, Psychodidae (Schmetterlingsmücken mit der medizinisch wichtigen Unterfamilie Phlebotominae)

3. Culicomorpha: einige Familien: Dixidae, Chaoboridae (= Corethridae), Culicidae (Stechmücken), Simuliidae (Kriebelmücken), Ceratopogonidae, Chironomidae (Zuckmücken)

4. Bibionomorpha: einige Familien: Anisopodidae (Fenstermücken), Bibionidae (Haarmücken), Mycetophilidae (Pilzmücken im engeren Sinne), Sciaridae (Trauermücken), Cecidomyiidae (Gallmücken)

**2. Unterordnung: Brachycera (Fliegen)**

Orthorrhapha, Spaltschlüpfer (= Homoeodactyla + Asilomorpha)

1. Homoeodactyla (Tabanomorpha): einige Familien: Stratiomyidae (Waffenfliegen), Rhagionidae (Schnepfenfliegen), Tabanidae (Bremsen)

2. Asilomorpha: einige Familien: Bombyliidae (Wollschweber; Verwandtschaftsbeziehungen ungeklärt), Asilidae (Raubfliegen), Therevidae (Stiletfliegen), Empididae (Tanzfliegen), Dolichopodidae (Langbeinfliegen)

3. Cyclorrhapha: Lonchoteroidea mit der Familie Lonchoteroidea; Phoroidea mit der wichtigsten Familie Phoridae (Buckelfliegen); Syrphoidea mit den Familien Pipunculidae und Syrphidae (Schwebfliegen). Diese 3 Gruppen, die noch keine vorstülpbare Kopfblase (Ptilinum) besitzen, werden auch als «Aschiza» bezeichnet. Als Schizophora werden zusammengefaßt die

a) Calyptratae [einige wichtige Familien: Conopidae (Dickkopffliegen) Tephritidae (= Trypetidae, Bohrfiegen), Sciomyzidae, Lauxaniidae, Psilidae, Diopsidae, Piophilidae (Käsefliege u. a.), Agromyzidae (Minierfliegen), Sphaeroceridae (= Borboridae), Braulidae (Bienenläuse), Ephydriidae, Drosophilidae (Taufliegen), Chloropidae (Halmfliegen)] und

b) Calyptratae [einige wichtige Familien: Scatophagidae, Anthomyiidae (Blumenfliegen), Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Tachinidae (Raupenfliegen), Gastrophilidae (Magenfliegen), Oestridae (Dasselfliegen), Glossinidae (Tsetsefliegen), Hippoboscidae, Nycteribiidae, Streblidae (diese 3: Pupipara, Lausfliegen, Abb. 264 a, 236 a, b)].



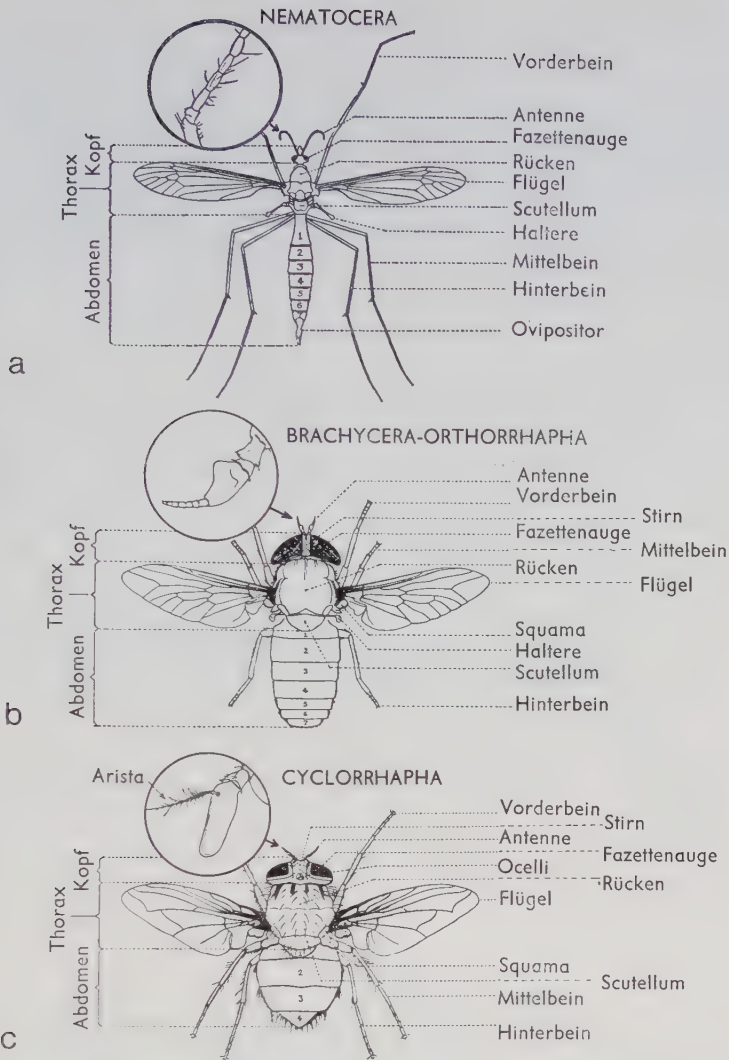


Fig. 231: **Diptera**. Kennzeichen der Unterordnungen. (Nach COLEYER aus WEIDNER 1971). Orthorrhapha = Homocodactyla + Asilomorpha.

Die Metamorphose ist eine Euholometabolie, die bei den Cyclorrhaphen extreme Formen annimmt und stark auf die Keimesentwicklung zurückwirkt.

Die Larven leben nur zum geringsten Teil frei auf dem Trockenen (z.B. die räuberischen Syrphidenlarven). Weitaus die Mehrzahl haust in der Erde in abgestorbenen Stoffen tierischer oder pflanzlicher Abkunft als Saprophage, in lebenden tierischen oder pflanzlichen Körpern (Parasiten, meist Entoparasiten, S. 485), im Feuchten, im Schlamm oder schließlich frei im Wasser saprophag, mikrophag oder räuberisch. Ausnahmslos sind die Larven **apode Maden**, die als besonderes

Kennzeichen eine ausgeprägte Neigung zur Rückbildung des Kopfes und seiner Anhänge haben. Man pflegt in dieser Hinsicht drei Gruppen von Larven zu unterscheiden:

a) **Eucephale Larven** (Fig. 232 a, 233 a) haben eine häufig stark verkleinerte, aber sonst ziemlich typische Kopfkapsel mit verkürzten oder ohne Antennen. Die Mundwerkzeuge sind entweder einigermaßen typisch kauend, wenn auch im einzelnen abgeändert, oder sie sind, zumal in der Stellung und Artikulation der Mandibeln, vor denen oft kleine, anscheinend vom Labrum abgegliederte «Prämandibeln» (Pmd) stehen, atypisch (Fig. 232 a). Hierher gehören die meisten Nematoceren, zumal die frei im Wasser meist von Mikroorganismen

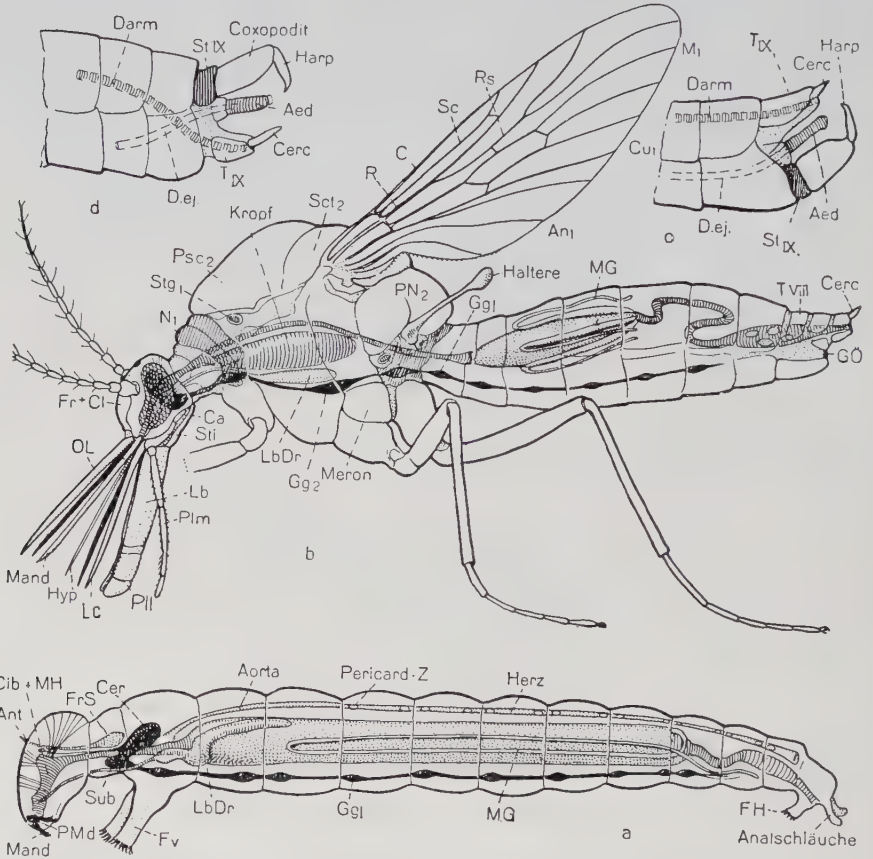


Fig. 232: Diptera, Nematocera.

a Bauplan einer Chironomidenlarve, Seitenansicht als Beispiel für eine eucephale Larve. b Weibchen einer stechenden Nematocere, kombiniertes Bauschema, Seitenansicht, Pro- und Metathorax schraffiert, Mundteile ausgebreitet, Darm, Labialdrüsen und Nervensystem eingezeichnet. c, d Hinterende eines Männchens ohne (c) und mit Hypopygium inversum (d), 9. Abdominalsternit schraffiert. FH = Nachschieber, Fv = Stummelfüßchen. Weitere Abkürzungen im Text und auf S. IX-XI.

lebenden Larven der Culiciden (Fig. 233 a), Chironomiden (Fig. 233 a) u. a. Von ihnen nicht scharf abgegrenzt sind die

b) **hemicephalen Larven**, deren Kopfkapsel im hinteren Teil Auflösungserscheinungen zeigt und teilweise in den Prothorax eingezogen ist. Die Mundteile selbst können noch ziemlich typisch kauend sein, wie z. B. bei den Tipuliden (Fig. 234 a) oder stark abgeändert, mit der veränderten Stellung der Mandibeln, die bereits bei eucephalen Formen vorkommt. Hemicephale Larven sind für manche Nematoceren (meist Tipuliden u. a.) und vor allem für die orthorrhaphen Brachyceren kennzeichnend. Sie leiten über zu den

c) **acephalen Larven**, bei denen, wie Fig. 234 b–d schematisch darstellt, der Kopf vollkommen in den Prothorax eingezogen und zu einem Schlundgerüst wird (Fig. 235 e). An ihm greifen starke, aus thorakalen Längsmuskeln hervorgegangene Muskeln (dlm) an, an ihm entspringen die Dilatatoren (m.dil.c) der mächtigen, aus dem Cibarium entstandenen Mundpumpe und die Muskeln, die die beiden Mundhaken (MHk), deren Homologie noch immer heftig umstritten ist, parallel zur Medianebene auf und ab schwenken. Die übrigen Mundwerkzeuge sind bis auf geringe Reste reduziert, doch treten verschiedenartige Sinnesorgane am Vorderende auf. Acephal sind die Larven der cyclorrhaphen Fliegen, die parasitisch oder saprophytisch, seltener räuberisch leben (Syrphiden).

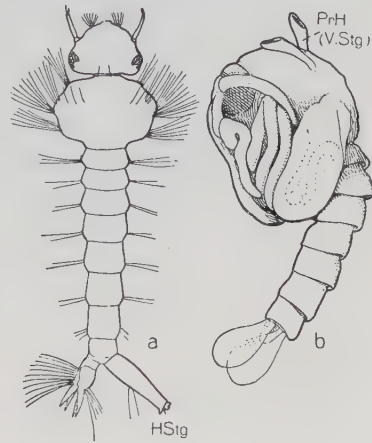


Fig. 233: Entwicklungsstadien von Stechmücken (Culicidae).

a Larve von *Aedes* als Beispiel für eine eucephale metapneustische Larve, b Puppe mit Prothorakalhörnchen (Pr.H).

Im übrigen sind die Larven einigermaßen homonom segmentiert, außer bei den Chaoboridae und Culicidae, wo die 3 Thoraxsegmente verschmolzen sind. Anhänge kommen in Gestalt von Atemröhren (Fig. 233 a), Analschläuchen (Fig. 232 a) und ähnlichen dünnhäutigen, als Blutkiemen und der Osmoregulation dienenden Ausstülpungen bei wasserlebenden Formen vor. Kleine hakentragende «Stummelfüßchen» haben u. a. alle Chironomidenlarven am ersten und letzten Rumpfsegment (Fig. 232 a). Die Haut ist meist durchweg weich, wenig pigmentiert, aber oft behaart; die Fortbewegung erfolgt wurmartig kriechend oder, durch Schlagen mit dem Hinterende, schwimmend. Die Atmung geschieht entweder, bei völlig geschlossenem Tracheensystem, ohne oder mit Vermittlung der Tracheen durch die Haut (viele Chironomidae, Fig. 232 a, Chaoboridae) oder durch ein offenes Hinterstigma-paar allein (Metapneustier), wie bei den meisten Culicidae, deren Hinterstigmen (HStg, letztes abdominales Stigma) auf einem Atemrohr zu liegen pflegen (Fig. 233 a) oder amphipneustisch, d. h. durch das 1. prothorakale (Vorderstigma [VStg]) und das Hinterstigma-paar, wie das z. B. bei den Psychodiden und den acephalen Larven (Fig. 235 e) bzw. peripneustisch durch ein thorakales und mehrere abdominale Stigmen, wie das für die Cecidomyiiden und Mycetophiliden gilt oder schließlich holopneustisch (alle 10 Stigmenpaare offen, Bibioniden). Auch entoparasitische Larven zeigen fast durchweg Stigmenatmung.



Die imaginalen Anhänge bilden sich unter der Larvenhaut in gestielten Imaginalscheiben (z.B. Frontalsäcke [FrS], Fig. 232a, 235e, Antennenanlagen, s. auch Fig. 133e-k) und kommen bei der **Puppe** zum Vorschein, die bei den Nematoceren und Brachyceren eine Mumienpuppe (Fig. 130f, 233b), bei den Cyclorrhaphen aber eine Tönnchenpuppe ist (s. S. 221, Fig. 130e, 133), aus der durch Absprennung eines Deckelchens die Imago schlüpft. Die Nematoceren und ein Teil der Brachyceren werden als Orthorrhapha (Spaltschlüpfer) bezeichnet, da bei ihnen die Imago stets aus einem Längs- oder T-Spalt der Puppenkutikula zutage kommt.

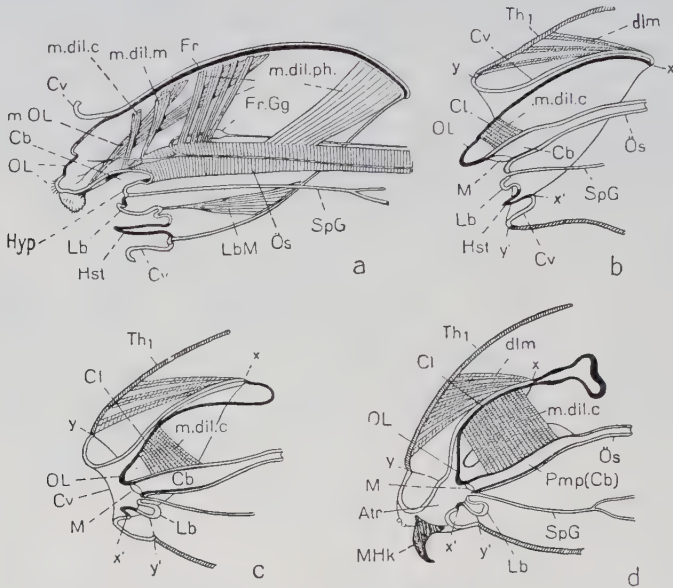


Fig. 234: Der Kopf der Dipterenlarven. (Nach SNODGRASS).

a Längsschnitt durch den Kopf einer hemicephalen Tipulidenlarve, d von einer acephalen Muscidenlarve, vereinfacht. b und c Zwischenstufen, die die Entstehung der Bauverhältnisse von d zeigen.

Atr = Atrium, Cb = Cibarium, Cl = Clypeusregion, Cv = Cervicalgegend (Halshaut), Fr = Frons, FrGg = Frontalganglion, Hst = Hypostoma, Hyp = Hypopharynx, Lb = Labium, Lbm = Labialmuskel, M = Mund, m.dil.c, m.dil.m, m.dil.ph = Dilatoren des Cibariums, der Mundhöhle, des Pharynx, m.OL = Oberlippenmuskel, MHk = Mundhaken, OL = Oberlippe, Os = Ösophagus, Pmp = Mundpumpe, Th<sub>1</sub> = Prothorax x, y, x', y' bezeichnen in b-d homologe Stellen.

Bei den aquatischen Nematocerenpuppen ist die Umgebung der Vorderstigmen (sekundäre Vorhofspforten) zu «Prothorakalhörnern» umgebildet, die als offene Atemröhren fungieren (Fig. 233b), oder, geschlossen, am Ende dünnwandig und dann oft verzweigt und mit Plastronstruktur (Simuliiden), als kiemenähnliche Gebilde (Röhrenkiemen).

Der Kopf der **Imago** ist prognath (viele Nematoceren) oder (sekundär) orthognath (Fliegen) und ist in der Regel, besonders im letzten Fall, durch eine postgenale Brücke, die mit Teilen des Postmentums verschmilzt, ventral verschlossen.

Die Antennen sind bei den Nematoceren vielgliedrig, fadenförmig, mit verdicktem Pedicellus und dünnem Flagellum versehen, das meist behaart ist, besonders

beim ♂, und zusammen mit dem mächtigen Johnstonschen Organ als Gehörorgan wirken kann (Culiciden-♂). Auch bei den Brachyceren ist das Johnstonsche Organ wohlentwickelt, das Basalglied des Flagellums ist aber meist verdickt oder hängt keulig herab (Fig. 235a, 3), der Rest des Flagellums ist  $\pm$  ausgesprochen griffelförmig (Arista, Ari, Fig. 235a). Das keulenförmige 3. Glied des Cyclorrhaphen-

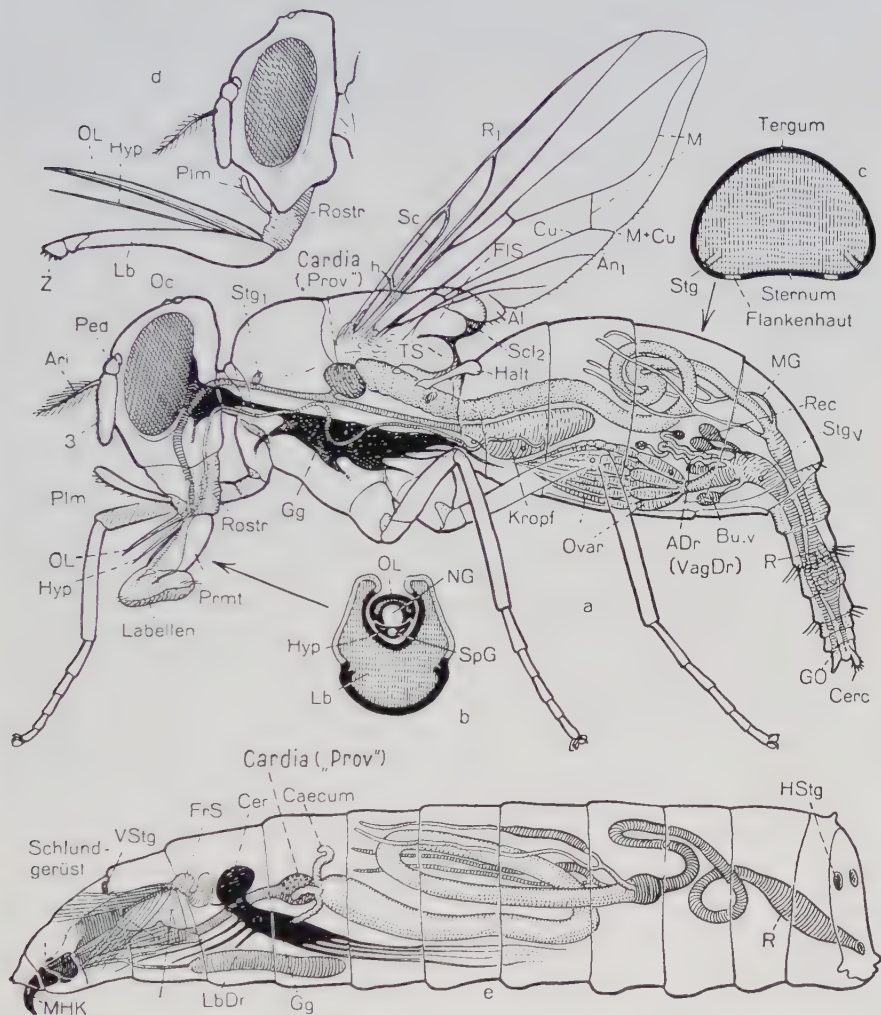


Fig. 235: Diptera, Cyclorrhapha.  
**a** Bauplan einer nicht stechenden Muscida (*Musca*), Seitenansicht, Rüssel und Legeröhre (nicht maximal) ausgestreckt, Mundteile ausgebreitet, innere Organe eingezeichnet.  
**b** Querschnitt durch das Haustellum, **c** durch ein Hinterleibssegment. **d** Seitenansicht des Kopfes einer Stechfliege (*Stomoxys*) zum Vergleich mit **a**. **e** Bauplan (Seitenansicht) einer Fliegenlarve als Beispiel für die acephale, perineustische Larve, innere Organe eingezeichnet, s. S. IX–XI. Gg = einheitliche Ganglienmasse.

fühlers ist leicht beweglich und wird beim Flug von der Luftströmung bewegt, das Johnstonsche Organ rezipiert diese Bewegung als Reiz. Außerdem sind komplexe Riechorgane in jenem Glied enthalten. Ozellen sind gewöhnlich in Dreizahl vorhanden, fehlen aber zahlreichen Nematocera, die Komplexaugen, die bei den Larven mancher Nematoceren bereits neben den Stemmata in funktionsfähiger Form auftreten (Fig. 233 a, s. S. 122, die Larven der Cyclorrhaphen sind, wie viele andere Dipterenlarven, augenlos oder haben allenfalls ganz einfache, nur Helligkeitsunterschiede wahrnehmende Lichtsinnesorgane am Vorderende), sind meist groß, akon oder pseudokon mit mehr oder minder weichem Kegel und oft, besonders beim ♂, untergeteilt (Doppelaugen wie bei den Ephemeroptera S. 311, bei den meisten Diopsiden und einigen Gattungen aus anderen Familien sitzen die Augen auf langen, seitwärts abstehenden Stielen [s. S. 406]).

Bei den Mundwerkzeugen sind zwei Haupttypen zu unterscheiden:

1. Bei den primitiven Formen (Fig. 232 b), die sich stechend-saugend, als Räuber oder Blutsauger ernähren (Culiciden und viele andere Nematoceren) sind die Oberlippe (OL), der Hypopharynx (Hyp), die Mandibeln (Mand) und die Lacinien (Lc) zu einem Bündel von Stechborsten vereint, die aber, im Gegensatz zu denen der Hemipteren, nicht in den Kopf eingesenkt sind. Den Mandibeln fehlt das vordere Gelenk. Der Hypopharynx wird vom Speichelrohr durchbohrt, die Oberlippe bildet im wesentlichen das Nahrungsrohr, eigentliche Stechorgane sind die paarigen Teile, die Mandibeln und Lacinien (Lc). Die Galeae schwinden, die Maxillarpalpen (Plm) bleiben erhalten, das Labium (Lb) bildet eine Stechborstenscheide, die nicht mit in die Stichwunde eindringt und deren Endteile (Labellen) aus den Labialpalpen hervorgegangen sind, zwischen denen noch eine kleine Ligula erhalten ist. Voll ausgebildet sind die Teile in der Regel nur beim Weibchen, die Männchen ernähren sich höchstens von Pflanzensäften.

2. Bei den Cyclorrhaphen sind im typischen Fall die Mundteile zu einem leckend-saugenden, stempelförmigen Organ, dem Haustellum, umgebildet, das aus dem Labium entsteht und in einer vorderen Rinne den Hypopharynx (Hyp) und die Oberlippe (OL) und damit Nahrungsrohr und Speichelrohr (NG, SpG, Fig. 235 a, b) enthält. Seine Endteile, die aus den Labialpalpen entstandenen weichhäutigen Labellen, sind mit eigenartigen Rinnen, den mit Versteifungsrippen versehenen Pseudotracheen belegt, die den Speichel auf den Nahrungskörper verteilen und die gelöste Nahrung aufnehmen. Die Maxillarpalpen (Plm) bleiben erhalten, die Lacinien, Galeae und Mandibel sind reduziert.

Durch starke Verdünnung des Haustellums, das stets gegen seine Basis, das Rostrum, winklig geknickt werden kann, sowie durch Sklerotisierung und Zähnelung (Z) der verkleinerten Labellen entsteht bei den blutsaugenden Stechfliegen (*Stomoxys*, Fig. 235 d, *Glossina*) und Pupiparen ein Stechapparat, der als Ganzes in die Haut des Opfers eingesenkt wird und bei den Pupiparen einziehbar ist.

Die orthorrhaphen Brachyceren stehen in der Mitte zwischen den beiden Typen (1) und (2), die Räuber und Blutsauger unter ihnen haben Stechborsten in einem ähnlich wie bei den Cyclorrhaphen ausgebildeten Haustellum (Tabaniden, Asiliden u. a.).

Der Hals ist meist stark verengt, der Kopf daher frei beweglich, der Thorax ist gekennzeichnet durch eine außergewöhnlich starke Verkleinerung des Pro- und Metathorax (Fig. 232 b, 235 a). Der Mesothorax, der ausgeprägte Spalthüften hat,



ist sehr reich gegliedert, die direkten Flugmuskeln treten gegenüber den indirekten stark zurück, doch sind die letzteren in zahlreichere Züge gegliedert als bei den sonst ähnlichen Hymenopteren.

Die **Vorderflügel**, die in der Ruhe meist leicht gespreizt oder übereinander (Fig. 2a, b) flach nach rückwärts gelegt werden, tragen die Last des meist sehr gewandten, einem auf die Spitze getriebenen Hymenopterentyp (S. 379) entsprechenden Fluges allein, sie sind nicht besonders reich an Adern (vor allem an Queradern, ein Beispiel eines primitiven Geäders gibt Fig. 232, ein stärker abgeleitetes zeigt Fig. 235), das Analfeld ist klein. Aus ihm wird oft ein kleines Läppchen, die *Alula*, herausgegliedert, dahinter liegen die *Squamulae* (*Squamae*). Das Flügelschüppchen entspricht der *Neala*, die zum Grundplan der Neoptera gehört. Das Thorakalschüppchen dagegen entsteht nur bei abgeleiteten Dipteren (*Brachycera*) aus dem Flügelligament und breitet sich schützend über die **Hinterflügel**, die durchweg zu **Halteren** umgewandelt sind. Es sind dies trommelstockförmige, basal und terminal angeschwollene Gebilde, die während des Flugs im Gleichtakt mit den Vorderflügeln bewegt werden und ohne die ein geregeltes Fliegen unmöglich ist. Sie enthalten zahlreiche propriorezeptive Organe und dienen der Orientierung im Raum, als Kreiselstabilisatoren (s. S. 118), aber auch als Stimulatoren für die Flugbewegung. Die Funktionen sind nicht bei allen Dipteren gleich, zum mindesten tritt bei verschiedenen Arten die eine oder die andere stärker hervor.

**Flügelreduktion** kommt in verschiedenen Gruppen, z.B. bei den Brauliden (Bienenläusen), unter den Phoriden (Termitoxenien u.a. Termitengäste) und den permanent parasitischen Pupiparen vor, bei denen es aber häufiger nachträglichen Abwurf der Flügel gibt (Fig. 236a). Die Halteren bleiben dabei, aber nicht selten auch bei primär flügellosen und stummelflügeligen Formen erhalten, ihre Leistungen können sich daher kaum auf die Sicherung der Flugbewegung allein beschränken.

Die **Beine** sind im allgemeinen einfache, aber oft sehr lange Schreitbeine, vollgliedrig mit fünf Tarsengliedern, zwei Klauen und Pulvillen, neben denen ein *Arolium* oder ein *Empodium* vorkommen kann.

Der **Hinterleib**, der bei den Fliegen vielfach eine bedeutende Verkleinerung der Sterna und damit eine ventrale Verlagerung der Flankenhäute zeigt (Fig. 235 c), ist beim ♀ mehr oder minder ausgesprochen vom 6., 7. oder 8. Segment ab zu einer Legeröhre verdünnt, die bei den Fliegen eingezogen werden kann, und trägt meist deutliche Reste von Cerci dicht vor der Analöffnung.

Die **Geschlechtsöffnung** (GÖ) liegt beim ♀ hinter dem 8. Sternum, beim ♂ auf dem oft nur kleinen, einer wenig deutlichen Phallobasis aufsitzenden Aedeagus (Aed), neben dem bei den Nematoceren Coxopodite mit abgegliederten Harpagonen stehen (Harp, Fig. 232c). Bei den Fliegen ist der männliche Kopulationsapparat oft ins Innere verlagert und stark abgeändert. Bei manchen Nematoceren (z.B. Psychodiden) ist das ganze Hinterende (Hypopygium) vom 9. Segment ab um 180° verdreht (*Hypopygium inversum*, Fig. 232d), bei Cyclorrhaphen kann es gar zu einer Drehung um 360° kommen (*H. circumversum*).

Das **Gehirn** (Cer, Fig. 232, 235) liegt auch bei eucephalen Larven auffallend weit hinten im Prothorax, das **Bauchmark** ist bei den Nematocerenlarven und -imagines nicht konzentriert (Fig. 232), bei den Brachyceren und den Cyclorrhaphen dagegen zeigt es eine zunehmende Konzentration der Ganglienkeite auf eine thorakale Ganglienmasse (Gg, Fig. 235), mit der auch das Subösophagealganglion verschmel-

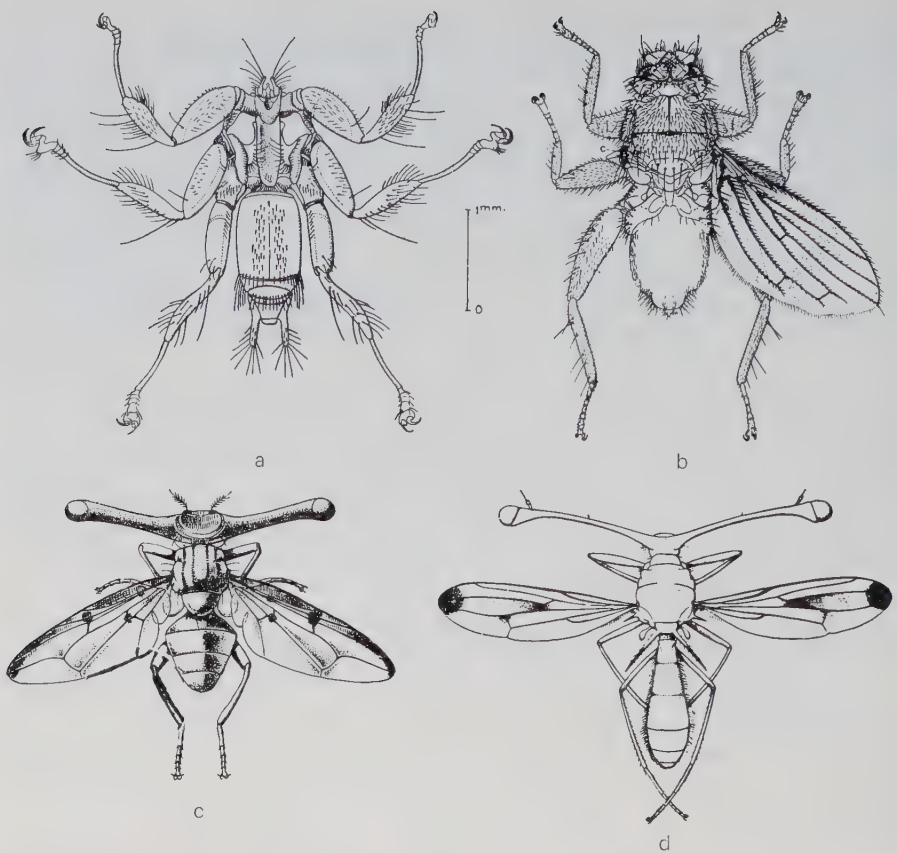


Fig. 236: Stark abgeleitete Fliegenarten.

a, b Fledermausfliegen, Anpassung an das Leben im Haarkleid der Fledermäuse durch Abwurf oder vollständigen Verlust der Flügel; c, d Ausbildung gestielter Augen in zwei verschiedenen Familien bei c durch Verlängerung der Kopfkapsel zwischen Fühlergruben und Augen (die Fühler haben ihre normale Lage am Kopf beibehalten) und bei d durch seitliche Verlängerung der Stirn (die Fühler sind an die Enden der Augenstiele gerückt). a *Nycteribia biarticulata* ♀ (Nycteribiidae), Parasit von *Rhinolophus*, Europa; b *Pseudostrebla ribeiroi* (Streblidae), Brasilien, linker Flügel bei c abgeworfen; c *Achias oculatus* ♀ (Platystomidae), Insel Arou, Java; d *Diopsis tenuipes* ♂ (Diopsidae), Zentralafrika. (a, c, d nach SEGUY, b nach JOBLING).

zen kann (Fig. 235 e). Sehr häufig ist das Bauchmark der Larve stärker konzentriert als das der Imago (Fig. 235). Bei den Cyclorrhaphenlarven sind die inkretorischen Organe des Kopfes zur Ringdrüse vereint (s. S. 135).

Der Darm zeigt bei der Larve meist die typische Gliederung (Fig. 232 a, 235 e), doch fehlt der Proventriculus ganz oder ist von der Valvula cardiaca nicht abzugrenzen, die eine kräftige Muskulatur und Bluträume im Innern besitzt und an der Bildung der peritrophischen Membran teilnimmt. Die Imago besitzt eine Cibarialpumpe, eine Hinterpharynxpumpe und am langen Ösophagus eine oder mehrere

gestielte, als Speicher des Nahrungssafts dienende Kropfbildungen. Der Mitteldarm, dessen Anfangsteil sich eng um die oft sehr mächtige Valvula cardiaca herumlegt und mit ihr zusammen als «Cardia» die peritrophische Membran formt (S. 97), kann mäßig bis sehr lang sein, ebenso der Hinterdarm, der bei der Imago stets ein Rectum mit vier stark vorspringenden Rectalpapillen bildet.

Die Zahl der **Malpighigefäße** ist im typischen Fall 4, wobei oft je zwei einen gemeinsamen Ausführgang bilden (Fig. 235), bei der Larve, bei der oft erweiterte Basalteile der Gefäße der Speicherung von Kalksalzen dienen, und bei manchen Imagines kann die Zahl auf zwei sinken (Fig. 232a), seltener auf fünf steigen. Bei der Larve von *Arachnocampa luminosa*, einer in Höhlen Neuseelands lebenden Pilzmücke, sind die ventral vom Rectum liegenden vergrößerten Enden der Malpighigefäße Leuchtorgane. Der Fall steht unter den Insekten vereinzelt da. Ihr Licht leuchtet durch die Kutikula des letzten Abdominal-segments und lockt kleine Insekten an, die an den von den Larven gesponnenen, von der Höhlendecke herabhängenden, mit Leimkügelchen versehenen Seidenfäden kleben bleiben und dann von den Larven gefressen werden. Die Labialdrüsen (LbDr) sind einfache Schläuche oder Lappen, Hautdrüsen kommen bei den Larven und Imagines in verschiedener Form vor.

Das **Herz** zieht im einfachsten Fall durch das ganze Abdomen (Fig. 232a), ist aber oft (auch bei Larven) auf wenige Abdominalsegmente beschränkt.

Das imaginale **Tracheensystem** (Larve s. oben) öffnet sich durch zwei große thorakale (Stg<sub>1,2</sub>) und eine verschieden große Zahl abdominaler Stigmen nach außen, es enthält dorsale und laterale Längsstämme und häufig umfangreiche Luftsäcke (Fliegen).

Die **Hoden** sind unifollikulär, die Vasa deferentia können Samenblasen bilden und münden, meist zusammen mit Anhangsdrüsen, in den Ductus ejaculatorius, der zu einer muskulösen Samenpumpe umgestaltet ist, die nur bei den Culicimorpha sekundär reduziert ist. Die **Ovarien** sind entweder traubig (Nematoceren) oder büschelförmig (Fig. 235a), die Ovariolen sind polytroph, bei den Nematoceren vielfach nicht ganz typisch gebaut (dieroistisch).

Die **Vagina**, entstanden aus der «Anlage» des 8. Segments, bildet dorsal die paarigen, bei den viviparen Cyclorrhaphen besonders umfangreichen Vaginaldrüsen (VagDr), die 3 oder 2 Receptacula (Rec) und oft eine unpaare Bursa; ventral mündet in sie oft ein weiteres, unpaares Receptaculum, das vermutlich als ventrale Bursa (Buv) entstanden ist. Bei der Kopulation erfolgt freie Samenübertragung in die dorsale Bursa oder Vagina.

Ovoviviparie, Larviparie und Pupiparie kommen, vor allem bei Cyclorrhaphen, sehr häufig vor (S. 278), Paedogenese zeigen die Larven mancher Cecidomyiidae (S. 276, Fig. 161, 163), Zwittertum findet sich bei den Termitoxenien (Phoridae, S. 274, Fig. 160).

### 33. Ordnung: Siphonaptera (Aphaniptera), Flöhe (Fig. 237)

Die systematische Stellung und stammesgeschichtliche Ableitung der Flöhe ist noch ungeklärt. Herkömmlicherweise werden sie – wie auch hier – den Mecopteria zugeteilt und an die Diptera angeschlossen. Dieses kann durch die Ähnlichkeit ihrer Larven mit primitiven Nematocerenlarven begründet werden. Dagegen sprechen allerdings das Vorhandensein eines tergalen Beinremotors, wodurch sie in den Verwandtschaftskreis der Neuropteroidea gestellt werden könnten, der Bau ihrer Hüften und Mundwerkzeuge. Letztere stellen einen besonderen Typ stechender Mundwerkzeuge dar, der selbständig aus kauenden entstanden sein muß. Seinetwegen hat man auch die Flöhe von den Coleopteroidea ableiten wollen, besonders von Staphylinioidea, von denen einige Arten (*Leptinus*) im



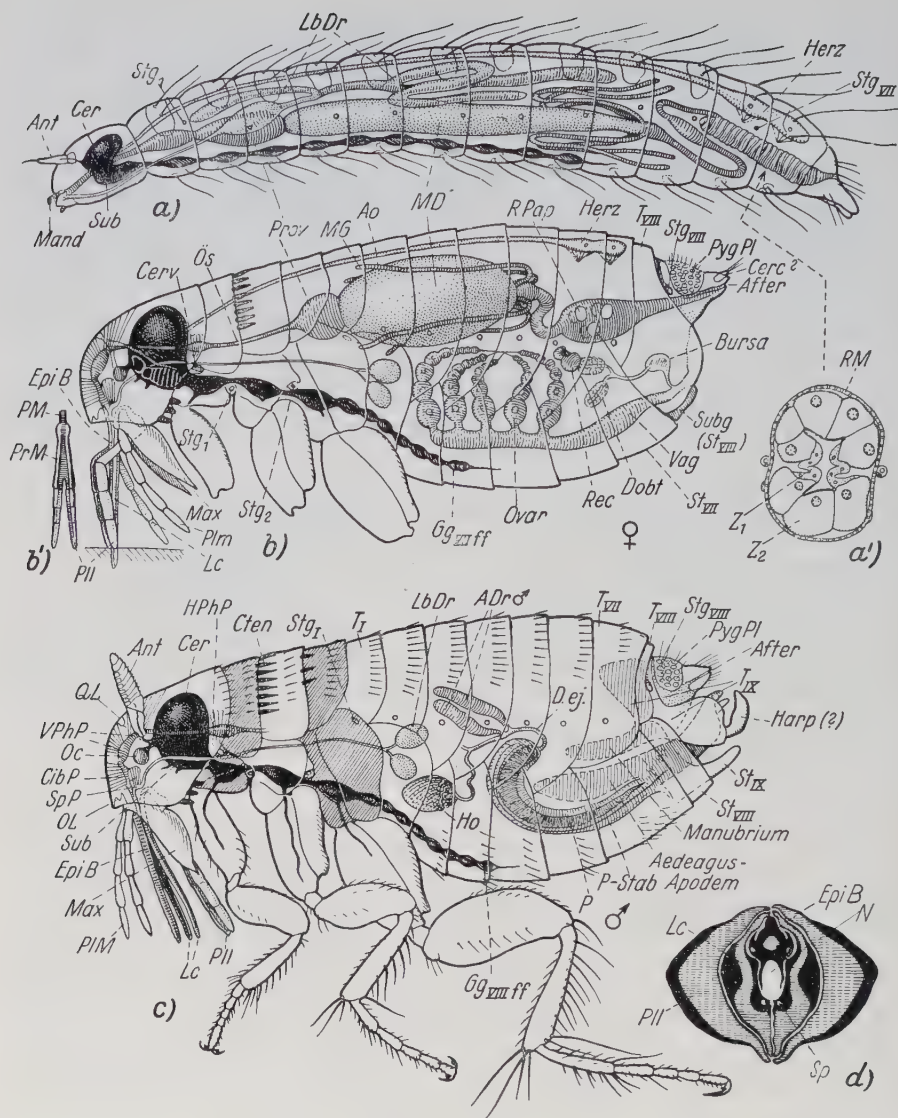


Fig. 237: Siphonaptera, typische Baupläne.

a Larve, Seitenansicht, a' Querschnitt durch das Rectum, b ♀ Seitenansicht, Antennen in Ruhelage, Mundwerkzeuge im Beginn des Stechakts gezeichnet, Borsten weggelassen, b' Labium von vorn gesehen (nach b zu ergänzen), Mundwerkzeuge ausgebreitet, Rückengefäß und Darm weggelassen (nach b zu ergänzen), c ♂ Seitenansicht, Kopulationsorgane etwas vorgetreten, Pro- und Metathorax schraffiert, linke Antenne erhoben (wie bei der Kopulation); d Stechwerkzeuge, quer. (Nach WENK). Abkürzungen im Text und S. IX-XI.

Fell von Mäusen leben. Man hat auch schon eine eigene Überordnung Siphonapteroidea für sie errichtet. Fossil sind 2 *Palaeopsylla*-Arten aus dem baltischen Bernstein bekannt, die keine weiteren Informationen über die Stammesgeschichte der Flöhe geben. Ihre stammesgeschichtliche Entfaltung vollzog sich parallel zu der der Säugetiere, ihrer bevorzugten Wirte.

Die Flöhe bilden eine wenig umfangreiche, aber über alle Faunengebiete verbreitete, wohl abgegrenzte und in sich äußerst einheitliche Gruppe sehr kleiner, euholometaboler Insekten, deren flügellose Imagines als Blutsauger an Warmblütern leben. Sie sind seitlich zusammengedrückt, bräunlich gefärbt und sehr kräftig sklerotisiert, mit schuppenartig übereinandergreifenden Skleritplatten und nach rückwärts gerichteten Borsten und Borstenkämmen (Ctenidien, Cten). Die meisten Arten halten sich nicht dauernd an einem Wirtsindividuum auf, doch gibt es Gattungen wie *Echidnophaga* (an Hühnern und Säugetieren) und *Vermipsylla* (an Huftieren), die sich mit ihren Mundteilen ständig am Wirt verankern. Beim Sandfloh und seinen Verwandten (*Tunga*) sinken die Weibchen sogar in die Haut des Wirtes ein und zeigen, als Folge einer Hypertrophie der Ovarien und des Darmes eine ausgesprochene Physogastrie des Abdomens (Fig. 153). Die ganze Organisation der Flöhe, einschließlich ihrer Entwicklung, ist auf das Zusammenleben mit warmblütigen Wirten eingestellt (S. 414). Bisher wurden etwa 1550 Arten beschrieben, die auf 16 Familien verteilt werden: Pulicoidea mit den beiden Familien Pulicidae (Menschenfloh *Pulex irritans*, Pestfloh *Xenopsylla cheopis*, Hundefloh *Ctenocephalides canis*, Katzenfloh *C. felis*, Igel floh *Archaeopsylla erinacei*, Kaninchenfloh *Spilopsyllus cuniculi*) und Tungidae (Sandfloh *Tunga penetrans*), Malacopsylloidea mit den beiden nur auf die neotropische und südlichste nearktische Region beschränkten Familien Malacopsyllidae und Rhopalopsyllidae (vorzugsweise Parasiten von Gürteltieren und Nagetieren) und Ceratophylloidea mit 14 Familien, wovon die wichtigen Hystrichopsyllidae (Maulwurfsfloh *Hystrichopsylla talpae*, der größte europäische Floh ♂ 3,5–5, ♀ 4–6 mm, kommt auch bei Spitzmäusen vor, *Palaeopsylla* mit 2 Arten aus dem baltischen Bernstein, *Ctenophthalmus* mit etwa 140 Arten vorwiegend auf Nagetieren, die umfangreichste Flohgattung), Ischnopsyllidae (Fledermausflöhe), Leptopsyllidae (Hausausfloh *Leptopsylla segnis*) und Ceratophyllidae (Flöhe von Nagetieren mit Nestern auf Bäumen und *Ceratophyllus*, die Hauptmasse der Vogelflöhe) sind.

Die Eier, die das Weibchen einfach fallen läßt, gelangen so größtenteils auf den Boden der Wirtsbauten, wo die beborsteten **Larven** (Fig. 237a) von toten organischen Stoffen, von Schimmelpilzen und dgl. leben. Sie gleichen eucephalen Nematocerenlarven, haben schwache kauende Mundwerkzeuge, winzige Antennen, sind beinlos, blind, holopneustisch, mit einem eigenartigen, aus zweierlei sehr verschieden großen Zellen ( $Z_1$ ,  $Z_2$ ) aufgebauten Rectum (Fig. 237a', die großzelligen Teile dürften den Rectalpapillen anderer Insekten entsprechen) und mit mehrlappigen riesigen Labialdrüsen (LbDr) ausgestattet, aus deren Sekret vor der Verpuppung ein Seidenkokon gesponnen wird. Die **Puppen** sind Pupae exaratae liberae. Sie ruhen am Boden der Nester oder Schlafplätze ihrer Wirte.

Der meist orthognate, stets mit einer Postgenalbrücke ausgestattete **Kopf** der **Imago** (Fig. 237b, c) trägt keulenförmige Antennen, die rückwärts gelegt und in Gruben verborgen werden können und beim Männchen, bei dem sie länger und anders ausgestaltet sind als beim Weibchen, als Greiforgane während der Kopulation dienen. Die beiden Antennengruben sind durch eine innere Querleiste (QL) miteinander verbunden, an deren Stelle ein Membranstreifen treten und die Kopfkapsel in zwei gegeneinander bewegliche Teile gliedern kann (Caput fractum). Der Hinterrand des helmförmigen Kopfes greift dorsal schuppenartig über das Pronotum weg. Augen fehlen entweder ganz oder sind nur durch ein Paar Einzel-

augen vertreten, die, dicht vor den Antennen gelegen, den Komplexaugen anderer Insekten homolog zu sein scheinen. Die Mundwerkzeuge sind stechend-saugend.

Die Mandibel sind rückgebildet, das kurze, in Post- und Praementum geteilte Labium (Fig. 237b') trägt ein Paar gegliederter, medial rinnenförmiger Palpen (PlI), die eine Stechborstenschleide darstellen und wie die blattförmigen, basalen Teile der Maxillen (Max) und deren Palpen (Plm) nicht in die Stichwunde eindringen (Fig. 237b). Der Stechapparat besteht aus den basal bogenförmig in den Kopf eingesenkten, durch Pro- und Retraktoren beweglichen, als Stichsägen dienenden paarigen Lacinien (Lc, maxillare Stechborsten) und einem unpaaren, spitzen, gezähnten Fortsatz des Epipharynx, der epipharyngealen Stechborste (EpiB). Die Stechborsten formen zusammen das Nahrungsrohr, das sich im Vorderkopf in die Cibarialpumpe (CibP) öffnet. Die beiden Lacinien bilden je ein enges Speichelrohr, in das sich der Speichel aus der Spitze des kurzen Hypopharynx ergießt. Seine Vorderwand bildet den Boden der Cibarialpumpe, während sein Innenraum die Speichelpumpe (SpP) beherbergt. An die Cibarialpumpe schließt sich eine mächtige Vorderpharynxpumpe (VPhP) an, wie jene mit dorsalen, aber auch mit lateroventralen Dilatoren ausgestattet, eine Hinterpharynxpumpe (HPhP), mit dorsalen und lateralen Dilatoren, ist außerdem vorhanden (wie bei den stechenden Dipteren).

Der Thorax zeigt keine Spur von Flügeln, die Terga der drei Segmente sind annähernd gleich groß, die Pleuren des Meso- und Metathorax sind umfangreich und bilden die Basen für die mit riesigen Coxen und verdickten Schenkeln ausgestatteten, stark beborsteten Mittel- und Hinterbeine, die den glatten Körper wie einen Keil durch das Haar- oder Federdickicht des Wirts treiben, aber auch bei der Flucht oder beim Aufsuchen eines neuen Wirts als **Sprungbeine** arbeiten können. Ihre Muskelausstattung hält etwa die Mitte zwischen den Sprungbeinen der Saltatorien und der Hemipteroiden, die Coxen erscheinen zwar als Spalthüften, doch ist der hintere, abgegliederte Teil nur ein «Pseudomeron», es greifen an ihm weder Dorsoventral- noch Pleuralmuskeln an. Die Vorderhüfte ist breit, aber quergestellt, die Vorderbeine greifen bei der Fortbewegung nach vorn und sind am Sprung nicht beteiligt. Die Tarsen sind bei allen Beinpaaren 5gliedrig und tragen ausgeschnittene, stark gebogene Krallen, aber keine Haftvorrichtungen.

Das **Abdomen** ist basal nicht verengt, es läuft in einen dorsal gelegenen Analkegel aus, der beim ♀ ein Paar als Cerci gedeutete Anhänge (Analstylet) (Fig. 237b, Cerc?) und den spaltförmigen After trägt. Vor dem Kegel liegt auf der Dorsalseite eine aus dem 10. Tergit entstandene, dicht mit Trichobothrien besetzte Pygidialplatte (PygPl).

Das 9. Tergit (T<sub>IX</sub>) ist beim ♀ rückgebildet, beim ♂ springt es nach innen als kräftige phragmenartige, ventral zum Manubrium ausgestaltete Platte vor, und läuft ventral- und terminalwärts in ein Paar von Platten aus, die als Harpagonen (Harp?) gedeutete Klammerhaken tragen. Das 9. Sternit (St<sub>IX</sub>) des ♂ bildet einen nach rückwärts gerichteten Fortsatz, der sehr verschieden ausgestaltet sein kann, wie denn überhaupt die äußeren Geschlechtsorgane des ♂ bei den Flöhen sehr vielgestaltig sind (wichtig für die systematische Einteilung). Das 8. Sternit verdeckt das 9. größtenteils. Der Penis (P) liegt zusammen mit einem Paar sehr schlanker, zur Übertragung des Spermas dienender Penisstäbe in einer geschweiften bis spiralig gerollten Penistasche, die weit in den Hinterleib hineinreicht und paarige Aedeagusapodeme trägt, an denen die den Kopulationsapparat bedienenden Muskeln angreifen. Ihre Ursprungsflächen liegen z. T. am Manubrium, z. T. an der Körperwand. Nach außen öffnet sich die Penistasche zwischen den Klammerhaken des 9. Tergits, als ein hohles, mit paarigen und einem unpaaren Anhang versehenes Gebilde. Der unpaare Ductus ejaculatorius (Dej), der in die Penistasche mündet, nimmt zwei Anhangsdrüsen und die beiden Vasa deferentia auf, in die die unifollikulären, birnförmigen **Hoden** münden und die



z. T. geknäuelt den Hoden anliegen. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt in einer ventral von der Subgenitalplatte, dem 8. Sternit (Subg), lateral vom weit herabreichenden 8. Tergit abgeschlossenen, also nicht ganz typischen Genitalkammer. Dahinter, an der das 9. Sternit vertretenden Membran, liegt das Ostium bursae, die Mündung der gestielten Bursa copulatrix. In diese münden zwei Ductus receptaculi, deren einer meist als Ductus obturatorius (Dobt) blind endet (er kann auch fehlen), während der andere ein Receptaculum (Rec) von charakteristisch gekrümmter Form trägt. Beide Gänge sind in der Regel mit Drüsen ausgestattet. Die Geschlechtsöffnung setzt sich nach innen in die Vagina fort, in die die beiden mit je 4–6 polytrophen kammförmig angeordneten Eiröhren ausgestatteten Ovidukte münden. Das 7. Sternit greift beim ♀ über das zugehörige Tergit.

Das **Nervensystem** zeigt schon bei der Larve, noch mehr bei der Imago eine Konzentration der abdominalen Ganglien nach vorn und beim ♂ eine Verschmelzung dieser Ganglien vom 8., beim ♀ vom 7. ab. Wegen der großen Breite der Schlundkonnektive und des Fehlens von Lobi optici erscheint das Gehirn (Cer) kaum vom Subösophagealganglion (Sub) abgesetzt. Am imaginalen **Darm** folgt auf die Hinterpharynxpumpe (s. oben) ein enger Ösophagus, ein innen bestachelter, als Reuse wirkender Proventriculus (Prov), ein sackförmiger Mitteldarm (MD) und ein Enddarm, der als erweitertes, mit sechs Rectalpapillen (RPap) ausgestattetes Rectum endet. Vier Malpighigefäße münden in den etwas erweiterten Pylorus. Die **Labialdrüsen** (LbDr) sind zweilappig und im Verhältnis zu denen der Larve sehr klein. Das **Herz** ist (auch bei der Larve) nur mit zwei Ostien- und Flügelmuskelpaaren ausgestattet, das **Tracheensystem** mündet durch zwei sehr weit ventral gelegene thorakale (Stg<sub>1,2</sub>) und acht weiter dorsal gelegene abdominale Stigmenpaare nach außen. Besonders hoch liegen das 1. (Stg<sub>1</sub>, hinter dem Rand des überstehenden Metepimerums) und das 8. abdominale Paar (Stg<sub>VIII</sub>, am Hinterrand des 8. Tergits). Auch die Larve hat die volle Stigmenzahl und, wie die Imago und die Dipteren, dorsale und laterale Längsstämme.

### 3. Das Insekt als Glied des Naturganzen (Ökologie)

Im Vorstehenden wurde das Insekt, dem Wesen morphologisch-systematischer, entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Forschung gemäß, zwar als Glied seines Stammes betrachtet, aber sonst isoliert, herausgelöst aus den Beziehungen, die es mit anderen Organismen und mit der unbelebten Natur verknüpfen und die, als Gegenstand der Ökologie, den Inhalt der folgenden Ausführungen bilden. Der weitgehend synthetische Charakter dieses Gebiets verlangt eine Neuordnung der behandelten Tatsachen unter veränderten Gesichtspunkten, die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der hierhergehörigen Erscheinungen zwingt dazu, die Aufzählung neuen Tatsachenmaterials auf das äußerste einzuschränken und hauptsächlich mit besonders klaren Beispielen zu arbeiten.

Das Insekt ist, wie jeder Organismus, kein in sich geschlossenes, sondern ein offenes System, nach allen Seiten in die Umgebung ausgreifend und von ihr beeinflusst.

#### 3.1. Umgebung, Umwelt und Anpassung

Die **Umgebung** bietet dem Tier die **Grundbedingungen** seines Daseins: Wärme, Wasser, Sauerstoff und mit den Nahrungsstoffen die zur Aufrechterhaltung des Lebens nötige Energie. Die Umgebung ist ferner **Reizquelle**, d. h. sie bietet dem Tier einerseits die spezifischen Entwicklungsreize, die durch Entwicklungsvorgänge beantwortet werden (S. 257) und andererseits die spezifischen Sinnesreize, die, von den Rezeptoren, den Sinnesorganen, in Nervenenerregung umgesetzt, die Orientierung im Raum und in der Zeit und die Reaktionen der Effektoren, der Erfolgsorgane (Muskeln, Drüsen, Leuchtorgane) ermöglichen. Die Umgebung stellt weiterhin die **Wirkungsflächen** für diese und etwaige spontane Tätigkeiten der Effektoren, und aus der Umgebung erwachsen dem Tier endlich die **Widerstände**, die das Leben der Individuen bedrohen oder durch Hemmung der Fortpflanzung und Entwicklung den Bestand der Art gefährden. Alle diese lebenswichtigen Faktoren bilden mit den anderen Elementen der Umgebung zusammen ein Gefüge, dessen Aufbau und Schwankungsbereich die einzelnen **Umgebungstypen**, die Lebensräume (Biotope) voneinander unterscheidet.

Soll Leben möglich sein und eine Art erhalten bleiben, dann müssen die Gefüge der spezifischen Organisation auf der einen, der Umgebung auf der anderen Seite ineinandergreifen und ineinander passen: Der Organismus ist ohne passende Umgebung, ohne seine Umwelt, als existent nicht einmal zu denken.

Dabei und im folgenden ist **Organisation** stets im weitesten Sinn des Wortes als der ganze Bauplan, Konstruktionsplan und Entwicklungsgang, kombiniert mit der ganzen Betriebsweise, kurz als die ganze Aktionsbasis samt Reaktionsnorm (S. 145, 260) zu begreifen, und der Begriff **Umwelt** wird als **Beziehungsbegriff** in dem Sinn verwendet, daß darunter die Gesamtheit aller in einer Umgebung verwirklichten Lebensansprüche einer Art verstanden wird. Umgebung ist alles, was wir mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln im Wohnraum der untersuchten Art wahrnehmen, Umwelt nur das, was der Organismus, als Generationenfolge und Fortpflanzungsgemeinschaft (Population) verstanden, als seine Eigenwelt aus seiner

Umgebung herausgliedert. Und diese Umwelt ist es, die, idealiter im Organismus vorgebildet, in einer Umgebung realiter vorhanden sein muß, wenn der Organismus sich darin soll halten können. Zu dieser Umwelt gehören nicht nur die Stoffe, die Temperaturbedingungen und die Eigentümlichkeiten der Umgebung, die Reize oder Wirkungsflächen bedeuten, kurz, alle die Dinge, die der Organismus positiv braucht, um sein Leben zu erfüllen. Zu ihr gehören vielmehr auch die natürlichen Feinde und die anderen Umgebungswiderstände, deren Maß die Gesamtheit der artspezifischen Möglichkeiten der Gegenwehr – Ausweichen, Flucht, aktive Abwehr, Vermehrungspotenz usw. – nicht übersteigen darf, wenn die Umgebung für die Art geeignet sein soll. Aber nicht nur in diesem negativen Sinn gehören die Widerstände zur Umwelt, sie sind tatsächlich auch positiv Lebensbedürfnis, da sie den Organismus davor bewahren, daß seine Vermehrung katastrophale Ausmaße annimmt (S. 531) und da sie allein eine natürliche Zuchtwahl möglich machen (S. 532).

Verschiedene Arten brauchen in der gleichen Umgebung nicht die gleiche Umwelt zu haben; der Regenwurm, der Engerling und der Maulwurf gliedern, verschieden organisiert wie sie sind, aus der gleichen Umgebung verschiedene, nur ihnen eigene Umwelten heraus. Eine Art ist erst dann vollständig gekennzeichnet, wenn außer ihrer spezifischen Organisation auch ihre spezifische, von dieser und von der Umgebung gleichermaßen bestimmte Umwelt beschrieben wird.

Den verschiedenen, in den einzelnen Biotopen und ihren Teilbezirken verwirklichten Umgebungstypen stehen zahlreiche **Organisationstypen** gegenüber, die, auf gleiche oder unterschiedliche Umgebungstypen eingestellt, ebenso zahlreiche **Umwelttypen** verkörpern und das **Phänomen der Anpassung** in seiner ganzen Vielfalt, zunächst als Zustand des Angepaßtseins vor Augen führen. Bei der vergleichend ökologischen Betrachtung dieser Vielfalt tritt als Ordnungsbegriff an Stelle der Homologie die **Analogie**, der Begriff, der die Gleichartigkeit der Leistungen von Körperteilen im Rahmen verschiedener, auf bestimmte Umgebungstypen eingestellter Konstruktionen erfassen soll (S. 244), aber auch auf ganze Konstruktionen und Organisationen anwendbar ist (S. 419).

### 3.2. Lebensformtypen

Treten die Analogien auch morphologisch in Erscheinung, so erlauben sie die Aufstellung von **Lebensformtypen**, d.h. von Formen, die ohne Rücksicht auf systematische Verwandtschaft im Zusammenhang mit gleichartiger Lebensweise in ähnlicher Umgebung einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen.

Die Ähnlichkeit kann sich im ganzen Habitus zeigen, sie erstreckt sich aber, besonders bei nicht verwandten Formen, selten auf die ganze bauliche Organisation, wie sich auch die Gleichartigkeit der Lebensweise oft nur auf einem Gebiet, z. B. der Fortbewegungs-, der Entwicklungs- oder der Ernährungsweise äußert. Die Bewegungsformtypen (Fig. 239), Ernährungsformtypen usw., die man dementsprechend unterscheiden kann, durchdringen sich gegenseitig, in der Gesamtstruktur wechselnd kombiniert, und ergeben eine Fülle von Anpassungstypen gestaltlicher Art, deren Wesen an zwei Gruppen von Beispielen erläutert werden soll:



### 3.2.1. Parasitische Fell- und Gefiederbewohner

Oben wurde schon auf die enge Bindung hingewiesen, die zwischen dem warmblütigen, mit einem Wärmeschutzkleid versehenen und gewöhnlich in einem bestimmten Bau wohnenden Wirt und den ektoparasitischen Flöhen besteht und die sich in deren Gesamtorganisation ausprägt (Fig. 237). Die Eier gelangen, da das ♀ sie einzeln fallen läßt, zum größten Teil auf den Boden des Wirtsbaus, an einen Ort, der den blinden, beinlosen Larven ohne Suchen die nötige Nahrung liefert und später der Puppe ein geschütztes Lager bietet (s. S. 409). Die Temperaturbedingungen sind im Innern des Baus für alle Stadien verhältnismäßig günstig, dem ausgeschlüpften Floh gibt, wie anderen Blutsaugern, die Körperwärme des Wirts den vermutlich von den Antennen rezipierten richtenden Reiz für das Anspringen der Nahrungsquelle, Augen, im Dunkel des Baues nutzlos, fehlen entweder oder sind nur Einzelaugen, zum Richtungs- und Bewegungssehen ausreichend und damit geeignet, bewegte Objekte im Freien im Sprung anzusteuern. Flöhe sind ja nicht streng permanente Parasiten, sie verlassen den Wirt nicht selten freiwillig und stellen überhaupt als Imagines den Lebensformtyp des lebhaft beweglichen Fellparasiten dar. Er ist in erster Linie ein Bewegungsformtyp und kann als Schneepfluggtyp bezeichnet werden, nach der Art, wie die kräftigen auch zum Sprung geeigneten Mittel- und Hinterbeine (Fig. 237c) den Körper gleich einem Keil durch das Haar- oder Federdickicht treiben. Die glatte, starke und daher bißfeste Kutikula mit ihren rückwärts gerichteten Borsten und Ctenidien, die übrigens das Herausfallen aus dem Fell erschweren, die schuppig übereinandergreifenden Panzerplatten, die in Gruben verborgenen Antennen, die Helmform des Kopfes, die komprimierte Form des ganzen Körpers wirken zu diesem Ende zusammen und gestatten schnelles Ausweichen, wenn der Wirt den lästigen Einwohner zu zerbeißen oder aus dem Fell zu scharren sucht. Die Sprungbeine erlauben im Notfall die Flucht ins Freie und das Aufsuchen eines neuen Wirts als Wärme- und als die Nahrungsquelle, auf deren Erschließung der Bau der Mundwerkzeuge und der Verdauungsapparat spezialisiert sind. Grundsätzlich den gleichen Bewegungsformtyp, allerdings in Verbindung mit depresser Körperform und weniger oder nicht ausgeprägtem Sprungvermögen, aber sonst im Habitus überraschend flohähnlich, finden wir bei den den Cimiciden nahestehenden Polyceteniden (Fig. 238a), bei dem zu den Coleopteren gehörigen Biberfloh *Platypsillus* (Fig. 238c) und, etwas weniger ausgeprägt, bei den zu den Dermapteren gehörenden Diploglossata (*Arixenia*,

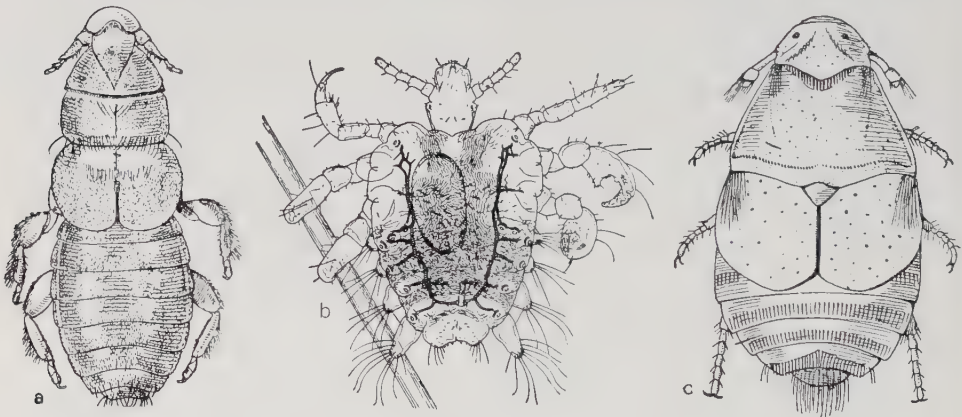


Fig. 238: Habitusbilder von Ektoparasiten an Säugetieren (Fellparasiten). a und c Schneepfluggtyp, b Klammerklettertyp. a Polycetenide *Androctenus horvathi*, b Filzlaus, *Phthirus pubis*, c Biberfloh, *Platypsillus castoris* (Coleoptere). (a nach JORDAN, b nach MARTINI, c nach RILEY aus WEBER).

*Hemimerus*) (Fig. 186b, c). Unter ihnen sind aber nur die Polyceten Blutsauger, bei den beiden anderen Formen ist der Bewegungsformtyp mit einem anderen Ernährungsformtyp kombiniert, sie haben kauende Mundteile und ernähren sich, soweit bekannt, von Hautschuppchen u. dgl. Das geringere oder fehlende Sprungvermögen erklärt sich durch strengere Wirtsbindung, zumal bei *Hemimerus* und den Polyceten, die vivipar (S. 279) und hemimetabol sind und deren Larven die gleiche Lebensweise wie die Imagines haben. Hier ist also ein anderer Entwicklungstyp mit dem flohähnlichen Bewegungsformtyp kombiniert. Funktionsfähige Flügel hat keiner der genannten Fellparasiten, doch zeigen z.B. die Polyceten (Fig. 238a) und *Platyptysyllus* (c) wenigstens Rudimente der Vorderflügel, die aber wie Panzerschuppen sich über das folgende Segment legen. Eine eigenartige Kombination des Schneeflugtyps mit Hangelklettern zeigen die Nycteribiiden (Fig. 236a), Fledermausparasiten, die mit den mächtigen Klauen der langen, starken Beine an den Haaren der Wirte hängen, die Bauchseite nach unten, den beweglichen Kopf nach rückwärts auf den Rücken geklappt, und sich, die abgerundete Kante des Mesosternums voraus, zwischen den Haaren des Wirts durchdrängen. Fledermausparasiten sind auch die Strebliden (Fig. 236b), die den Übergang zwischen dem Schneeflugtyp und dem Laufklettertyp des Fellparasiten verkörpern, dem die Hippobosciden angehören und der sich dadurch auszeichnet, daß die Tiere sich, vorwärts und seitwärts laufend, gleich gut durch Felle (oder Gefieder) durchdrängen wie auf deren Oberfläche herumklettern können. Alle diese Pupiparen sind als Imagines Blutsauger und extrem vivipar, d.h. sie bringen verpuppungsreife Larven zur Welt (S. 279). Die Larve führt hier also überhaupt kein Eigenleben; die damit gegebene Beschränkung auf Blut als einzige Nährstoffquelle führt, im Gegensatz zu denjenigen Blutsaugern, die als Larven Detritus oder Mikroorganismen fressen (Flöhe, Culiciden u.a.), zur Aneignung von Symbionten als Quellen von Zusatzstoffen (Vitamin B), also zur Aufnahme eines Stücks Umwelt in den eigenen Körper (s. S. 508). Die Puppe liegt frei, die Imago hat den Wirt aufzusuchen, bedient sich dabei, wenn vorhanden, der bei manchen Arten (Rehlausfliege *Lipoptena cervi*, einige Streblidae) später abfallenden Flügel (Fig. 236b) und hat dementsprechend Augen, die allerdings, zumal bei den strenger wirtsgebundenen Strebliden und Nycteribiiden (Fig. 236a, b), mehr und mehr an Größe einbüßen. Der Bewegungsformtyp ist hier also in doppelter Hinsicht von dem der Flöhe verschieden, ist mit einem gleichartigen Typ der Nahrungsaufnahme, einem andersartigen Typ der Entwicklung und endlich mit einem Typ des Nährstoffgewinns kombiniert, der mit dem besonderen Entwicklungstyp zusammenhängt. Die gleiche, ebenfalls durch Aufnahme von Symbionten ausgeglichene Einseitigkeit der Ernährung zeigen die hemimetabolen Tierläuse (Phthiraptera), die sich zeitlebens am Wirt aufhalten und sich in allen Stadien als Hauttalg- oder Hornfresser (die meisten Mallophagen) oder Blutsauger (alle andern) ernähren. Im Gegensatz zu den gleichfalls hemimetabolen Polyceten zeigen sie keine Viviparie, sondern kitten ihre Eier an Federn oder Haare des Wirtes (Fig. 256c) und sichern so ihrer Nachkommenschaft die Nahrungs- und Wärmequelle (letzteres bei Formen besonders wichtig, deren ganze Entwicklung sich am Wirt abspielt). Dieser Entwicklungs- und Fortpflanzungstyp ist kombiniert mit verschiedenen Typen der Nahrungsaufnahme (S. 335ff., Fig. 193, 194) und meist mit einem Bewegungsformtyp, der, im Extrem durch die Filzlaus (Fig. 238b) vertreten, als Klammerklettertyp bezeichnet werden soll. Er vereint flache Körperform mit druckfester, aber niemals zu übereinandergreifenden Panzerplatten umgebildeter Kutikula und mit ziemlich kurzen Beinen, die sich mehr zum Anklammern als zum Laufen eignen, bei den Anopluren, den Ischnoceren (Fig. 193c<sub>1</sub>, c<sub>3</sub>) und manchen Säugetierparasiten unter den Amblyceren sogar ausgesprochene, zangenförmige Klammerbeine oder durch Rückbildung des Tarsenendglieds zu Haftbeinen geworden sind (Fig. 193e<sub>3</sub>). Andere Amblyceren allerdings zeigen eine Annäherung an den Flohhabitus, haben verborgene Antennen und bewegen sich als Haar- und Hautläufer gewandt und schnell im Fell und auf der Haut der Wirte. Ihre Beine zeigen außer den großen Euplantulae wenig Besonderes (Fig. 193e<sub>1</sub>). Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Laufklettertyp zeigt die Elefantentlaus (Fig. 194a), deren lange, mit eigenartigen Krallen ausgestattete Beine aber besonders an das Gehen auf der rauen, haararmen Haut ihres Wirts angepaßt sind und die

überdies meist mit eingesenktem Rostrum festsetzt, den extrem flachen Rumpf an die Wirtshaut gepreßt. Die Elefantenlaus ist so wirtsabhängig, daß sie nur wenige Stunden Nahrungsmangel überdauert (Wasserverlust S. 442), während die Anopluren und Mallophagen meist weniger empfindlich sind, die nicht so streng permanent parasitischen Flöhe längere Zeit und die nur zur Nahrungsaufnahme den Wirt aufsuchenden Cimiciden monatelang hungern können. Die Augen sind bei allen Tierläusen schwach entwickelt oder fehlen ganz.

### 3.2.2. Räuber

Während bei den Ektoparasiten die Antennen die führenden Sinnesorgane darstellen und die Augen zurücktreten, liegt der Fall bei den räuberischen Insekten in der Regel umgekehrt. Beim Lebensformtyp des auf Kleintiere lauerten Räubers sind die Augen wenigstens insofern wesentlich, als es gilt, ein ausgedehntes Gesichtsfeld zu beherrschen und durch ein großes binokulares Sehfeld eine genaue Entfernungslokalisation mindestens innerhalb der Reichweite der Greiforgane zu ermöglichen. Der Typus, eine Kombination eines bestimmten Ernährungsformtyps mit einem bestimmten Bewegungsformtyp, ist z.B. bei den Mantiden (Fig. 188a), bei den Libellenlarven (Fig. 178f), bei den Nepiden (Fig. 199a, 210c), bei vielen Landwanzen (Fig. 208, 209), den Bittaciden und bei manchen Coleopterenlarven (Cicindeliden) vertreten. Es handelt sich dabei um Formen, die an geeigneten Orten, am Grunde des Wassers (Nepiden, Libellenlarven), auf Blüten (Phymatiden und viele Reduviiden), an Pflanzen (Mantiden, Nabiden), oft durch Verbergtrachten gedeckt oder gar mit Locktrachten ausgestattet (blütennachahmende Mantiden), meist langbeinig und im Bedarfsfall zu mäßig schneller Schreitbewegung befähigt, im Hinterhalt liegen. Die oft vorhandene Flugfähigkeit hat mit dem Nahrungserwerb nichts zu tun. Die meist nicht besonders großen und nicht mit besonders zahlreichen Augenkeilen ausgestatteten, aber halbkugelförmig vorquellenden weitwinkeligen Komplexaugen (Fig. 208) bzw. die entsprechend verteilten Einzelaugen der Stemmatagruppen (Cicindelidenlarven) erfüllen die oben angedeuteten Anforderungen und ermöglichen das sichere, blitzschnelle Erfassen der Beute, die in Reichweite der Fangapparate kommt. Als solche dienen entweder die Mandibeln (Cicindelidenlarve) oder das Labium (Fangmaske der Libellenlarve, Fig. 178f) oder, am häufigsten, Fangbeine der verschiedenen Formen (Fig. 187, 208, 210c, 198, 199a, 213g). Der ganze Lebensformtyp bedeutet Einstellung auf bewegliche Beute, während träge Beutetiere, z.B. Pflanzenläuse, Raupen oder Schnecken, von ihren Verfolgern, von Coccinelliden und ihren Larven, von Anthocoriden, von Syrphidenlarven, vielen Planipennierlarven, Carabiden, Grabwespen, Lampyridenlarven (Schneckenfresser) und gewissen Silphiden angegangen oder angeflogen werden, ohne daß diese Räuber, die wir als Pirschjäger bezeichnen, dabei große Geschwindigkeit zu entwickeln brauchen oder besondere Fangapparate benötigen. Soweit diese Formen sich überhaupt vorwiegend vom Gesichtssinn leiten lassen, sind ihre Augen mehr auf scharfes Sehen als auf Beherrschung eines großen Gesichtsfelds und auf Entfernungslokalisation eingestellt, d.h. sie sind engwinkliger, weniger vorquellend und fazettenreicher als bei den lauerten Formen. Bei den Räubern, die ihre bewegliche Beute im Sprung (Tettigoniiden), im Flugsprung (Cicindeliden), als gewandte Flugjäger (Libellen, Asiliden) oder im Wasser als Schwim mjäger (Notonectiden, Belostomatiden, Naucoriden, Dytisciden; Gyriniden u.a.) oder schließlich auf der Wasseroberfläche als Gleitjäger (Gerriden, Veliiden) erhaschen, ist in der Regel großes Auflösungsvermögen der Augen, also Scharfsichtigkeit, mit großem Gesichtsfeld, guter Entfernungslokalisation und ausgesprochener Fähigkeit zu telotaktischer Orientierung verbunden; die drei letzteren sind unentbehrlich und immer vorhanden. Greiforgane sind entweder die Mandibeln (Cicindeliden, Dytisciden), unterstützt von den Vorderbeinen, oder die als Raubbeine entwickelten Vorderbeine allein (Belostomatiden, Naucoriden, Wasserläufer) bzw. die Vorder- und Mittelbeine (Notonectiden) oder alle drei Beinpaare (Asiliden, Libellen).



Die verschiedenartige Ausgestaltung der zur Nahrungsverarbeitung dienenden **Mundwerkzeuge** bei den räuberischen Formen hat mit den obigen, auf der Art des Nahrungserwerbs begründeten Typen nichts zu tun; sowohl unter den lauernden Räubern wie unter den Pirschjägern, unter den Flug- wie unter den Schwimmjägern gibt es Formen mit stechend-saugenden (Wanzen, Dipteren Bittaciden) und mit beißenden Mundwerkzeugen (Mantiden, Käfer, Libellen und ihre Larven), und Saugzangen kommen bei den Dytisciden- und Planipennierlarven vor, die z. T. lauern, z. T. pirschen. Wohl läßt sich die räuberische Lebensweise an den Feinheiten der Gestaltung der Mundwerkzeuge ablesen, wohl bilden z. B. die Mandibeln der Libellen und Mantiden Scherenapparate, und die räuberischen Wanzen zeichnen sich vor den phytophagen durch geringere Weite des Speichelkanals im Stechborstenbündel und durch starke Widerhaken an dessen Ende aus, aber die spezifische Form des Nahrungserwerbs prägt die Mundteile nur insoweit, als diese an ihm beteiligt sind (Fangmaske der Libellenlarven) und als Spezialisierung auf ganz bestimmte Beutetiere vorliegt, wie z. B. bei den von Schnecken lebenden Lampyrinenlarven mit ihren eigenartigen, zur Injektion von Mitteldarmsekret und zum beißenden Verarbeiten der Beute geeigneten Mandibeln. Wie hier, so findet sich auch sonst häufig bei Räubern (z. B. viele Carabiden) extraintestinale Verdauung und ihr angepaßter Bau der Mundwerkzeuge, doch ist sie weder bei ihnen allgemein verbreitet noch auf sie beschränkt (Aasfresser, z. B. *Panorpa*).

### 3.2.3. Wasserinsekten

Die verschiedenartige Kombination bestimmter Möglichkeiten der baulichen Organisation, die hieraus wieder hervorgeht, läßt sich am besten an den **aquatischen Raubinsekten** zeigen, zumal wenn man verwandte Formen mit anderen Ernährungsformtypen mit berücksichtigt. Vergleicht man fürs erste die Schwimmjäger unter den Wasserkäfern und Wasserwanzen mit den am Grunde des Wassers lauernden Libellenlarven und Nepiden, so stellt sich zunächst ein Unterschied in der Atmungsweise heraus, der sich in der spezifischen Bewegungsform spiegelt. Die **lauernden Formen** sind spezifisch schwerer als Wasser, was ihnen bei der Bewegung auf dem Wassergrunde zugute kommt und bei Libellenlarven keine Schwierigkeit bedeutet, da sie durch Tracheenkiemen atmen. Die Nepiden dagegen atmen durch offene Stigmen, sind daher auf die atmosphärische Luft angewiesen und bleiben womöglich durch ihre Atemröhren (Fig. 199a) mit der Oberfläche in Verbindung. Geben sie diese Verbindung auf, so ermöglicht der mitgeführte Luftvorrat für eine je nach der Außentemperatur verschiedene Zeit den Aufenthalt unter Wasser. Das nach Ablauf dieser Zeit unumgängliche Emporsteigen zur Oberfläche, das bei der minimalen Schwimmfähigkeit der Nepiden nur durch Schreitbewegungen bewerkstelligt werden kann, ist dadurch gesichert, daß die Nepiden als seltene Ausnahme unter den Insekten statische Organe besitzen, die sie über die steigende und fallende Richtung ihres Wegs auch im Dunkeln orientieren. Für die **freischwimmenden** Wasserwanzen und Wasserkäfer bedeutet es keine Gefahr, die Oberfläche zu verlassen, trotzdem auch sie durchweg Stigmenatmer sind: ihr spezifisches Gewicht bleibt im Normalzustand unter dem des Wassers und erlaubt jederzeit ein passives Aufsteigen. Während die lauernden Formen sich in ihrer Fortbewegung nicht von schreitenden Landbewohnern unterscheiden, zeigen die typischen, rudernden **Schwimmjäger** als besonderen Bewegungsformtyp das gut gerichtete Durchstoßen des Wassers, dem die Stromlinienform des glatten Rumpfes, die Ausbildung der zu telotaktischem Ansteuern eines Ziels geeigneten Augen und die Ausbildung von Ruderbeinen entspricht. Als Ruder dienen entweder die Hinterbeine allein (Wasserwanzen, Dytisciden, Fig. 239c) oder die Hinter- und Mittelbeine, wobei die letzteren z. B. bei *Haliphus* (Fig. 239a) mehr als Seitensteuer denn als Ruder dienen. Das typische Ruderbein zeigt gegenüber dem Schreitbein eine Einschränkung der aktiven Beweglichkeit, denn es wird im wesentlichen um das Coxa-Trochantergelenk geschwungen, die wenig ausgiebige Beweglichkeit der Coxa selbst steht im Dienste der Höhensteuerung. Ist so das

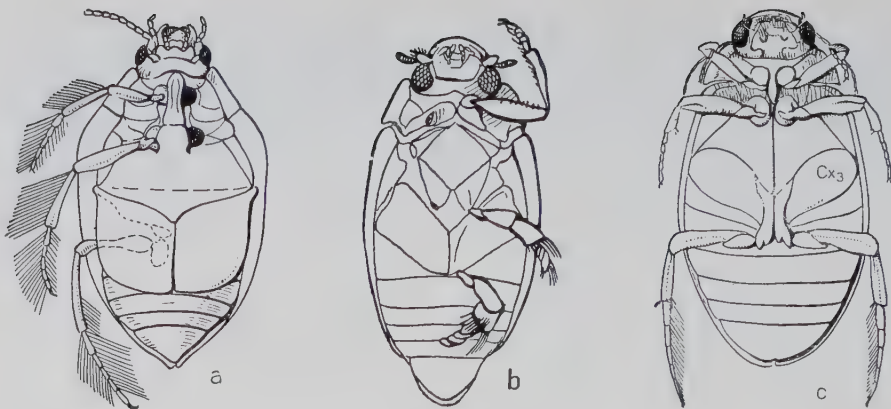


Fig. 239: Rudernde Wasserkäfer (Schwimmjäger), Ventralansichten.

a *Haliplus wehnckei* mit alternierend gebrauchten Schwimmbeinen, die Hinterbeine vorzüglich zum Steuern dienend. (Nach BEYER). b *Gyrinus*, Mittel- und Hinterbeine Flossenbeine. (Nach v. Lengerken). c *Dytiscus marginalis* ♀, Hinterbeine Ruderbeine, wie bei b synchron gebraucht. (Nach EUSCHER, aus WEBER). Cx<sub>3</sub> = Coxa des Hinterbeins.

Bein in der Hauptsache in einer Ebene beweglich, so kann es dafür sehr weit nach vorn geschwenkt werden, wobei der Reibungswiderstand des Wassers durch passive Beugung im Kniegelenk herabgesetzt wird. Beim Rückschlag wird ebenso passiv das Bein im Kniegelenk maximal gestreckt – ein Überstrecken wird durch Hemmvorrichtungen vermieden – und das Bein wird zu einem um so wirksameren Ruder, als durch den Wasserwiderstand die für das Ruderbein charakteristischen Borstenbesätze der Schiene und des Tarsus gespreizt werden. Daß es dabei nicht so sehr auf große Länge des Beins als vielmehr auf die Größe der schlagenden Fläche ankommt, zeigen die Gyriniden mit ihren äußerst wirksamen, flachen, mit sehr langen Borsten besetzten, aber kurzen Flossenbeinen (Fig. 239b). Die Zusammenhänge zwischen dem Beinbau und dem Bewegungsformtyp werden besonders deutlich, wenn man die Gyriniden, die sich dank ihrer unbenetzbaren Unterseite auch auf dem Oberflächenhäutchen kreisend bewegen können (Taumelkäfer), mit den Wasserläufern vergleicht, die ihren Körper frei über dem Wasser tragen und nur mit den unbenetzbaren, langen Beinen das Oberflächenhäutchen berühren. Während bei den Gyriniden die Flossenbeine benetzbar sind und, ins Wasser eintauchend, den auf dem Oberflächenhäutchen ruhenden Rumpf wie einen Kahn antreiben (die eigentümlichen Doppelaugen und die Antennen sind dieser Fortbewegungsweise angepaßt), haben die Gleitjäger unter den Wasserläufern, die Gerriden und Veliiden, Oberflächenruder, das sind sehr lange Mittelbeine, deren Endteile dank der extremen seitlichen Stellung der Coxen flach auf dem Wasser liegen und, synchron schlagend, den leichten, unbenetzbaren Körper sozusagen in flachem Sprung über die Oberfläche jagen. Die Reibung an der Wasseroberfläche reicht bei mäßig bewegtem Wasser auch zur Überwindung der Strömung aus; bei der amerikanischen Gattung *Rhagovelia*, die auf reißenden Strömen lebt, wird sie dadurch vergrößert, daß ein Fächer gefiederter Borsten, in der Ruhe in einem Ausschnitt der Fußspitze verborgen, sich bei Berührung mit dem Oberflächenhäutchen auf diesem ausbreitet. In jedem Fall dienen die langen Hinterbeine, ebenfalls weit seitlich eingelenkt, als Steuer und Stütze, die kürzeren Vorderbeine in der Bewegung als Stützen, beim Beutefang als Raubbeine. Angenommen werden auf die Wasseroberfläche gefallene lebende und tote Insekten, während die auf der Oberfläche stiller Gewässer langsam schreitenden Hydrometriden tote Insekten besaugen. Sie stimmen mit den Gleitjägern in der schlanken Form ihres Rumpfs, der seitlichen Stellung der Coxen und der Länge der Beine überein, die, wie bei jenen, das Gewicht

auf eine große Fläche verteilen, haben aber homonome Schreitbeine (Fig. 210 a). Prägt sich hier die verschiedene Ernährungsweise im Bewegungsformtyp deutlicher aus als im Bau der Mundwerkzeuge, der bei allen Wasserläufern weitgehend gleich ist, so zeigen die unter Wasser rudern den Corixiden und Hydrophiliden, die **Mikroorganismen- und Detritusfresser** sind, die gleiche (Atmungs- und) Bewegungsform wie ihre räuberischen Verwandten unter den Wasserwanzen bzw. -käfern, unterscheiden sich aber von ihnen um so deutlicher im Bau der Mundwerkzeuge und der Beine, soweit diese am Nahrungserwerb beteiligt sind. Wohl ist der Grundplan der Corixidenmundteile der für alle Wanzen gültige, aber ihre kurzen, besteckartigen «Stechborsten» können so wenig zum Stechen verwendet werden, wie sich die eigentümlichen, mit schwachen langen Fortsätzen versehenen Mandibel von *Hydrophilus* zum kräftigen Zubeißen eignen. Dienen diese als eine Art Reuse, so verarbeiten jene zusammen mit dem kurzen Labium und den zu Schaufeln umgewandelten Vorderbeinen (Fig. 199 c) den aufgewühlten Wassergrund, Algenpolster u. dgl., während sich ihr Eigner mit den fangkralligen Mittelbeinen verankert hält, durch seine rudern den Hinterbeine jederzeit fluchtfähig.

### 3.3. Organisation und Umgebung

Zeigen die aquatischen Formen wie die Fellparasiten und die landlebenden Räuber die gegenseitige Durchdringung von Bewegungsformtyp und Ernährungsformtyp, sowie die Zusammenhänge zwischen beiden und der Ausbildung der Sinnesorgane (Orientierungstyp), so kommen bei ihnen noch besondere, wiederum der Bewegungs-, Ernährungs- und Orientierungsweise koaptierte Atmungsformen hinzu und demonstrieren besonders deutlich die Korrelationen innerhalb der baulichen Organisation. Dabei können z. B. verschiedene spezielle Ernährungsformen mit ähnlicher Bewegungsform, unterschiedliche Bewegungsformen mit grundsätzlich gleicher Ernährungsform und alle wieder mit verschiedener Atmungsweise gekoppelt sein. Auf diese Weise, durch verschiedenartige Kombinationen der zahlreichen, in den unterschiedlichen Organisationen der einzelnen systematischen Gruppen potentiell enthaltenen Gestaltungsmöglichkeiten und ihrer funktionellen Korrelate, wird schon ein guter Teil der Gelegenheiten ausgeschöpft, welche die zahlreichen Biotope mit ihren speziellen Lebensstätten bieten.

Mit der Feststellung morphologisch unterscheidbarer Anpassungstypen auch kombinierter Art ist indessen das Verfahren der Analogisierung nicht erschöpft. Vielmehr kommt es darauf an, **ganze Organisationen** zu vergleichen, die in dem Sinn analog sind, daß sie ihren Eignern das Leben **in gleicher oder ähnlicher Umgebung** ermöglichen. Und dabei können gleichartige Reaktionen und überhaupt Funktionen, die keine oder nur schwer feststellbare oder auch verschiedene morphologische Korrelate haben, eine ebenso große Rolle spielen, wie in anderen Fällen ähnliche, funktionsgeprägte Baueigentümlichkeiten. Beides kommt sowohl bei Formen mit weitem ökologischen Bereich vor, bei **Euryöken**, wie bei Spezialisten mit engem Bereich, bei **Stenöken**. Aus den letzteren sind die folgenden Beispiele ausgewählt, die zur Illustration des Gesagten dienen und gleichzeitig weitere Gesichtspunkte liefern:

Der in Mittel- und Südeuropa heimische **Ameisenlöwe**, die Larve des Planipenniers *Myrmeleon formicarius* (Fig. 240 a) und der in den Mittelmeerländern lebende **Wurmlöwe**, die Larve der Rhagionide *Vermileo vermileo* (Fig. 240 b), zeigen im Gesamtbau alle prototypischen Merkmale der systematischen Gruppen, denen sie angehören. Der Ameisenlöwe,



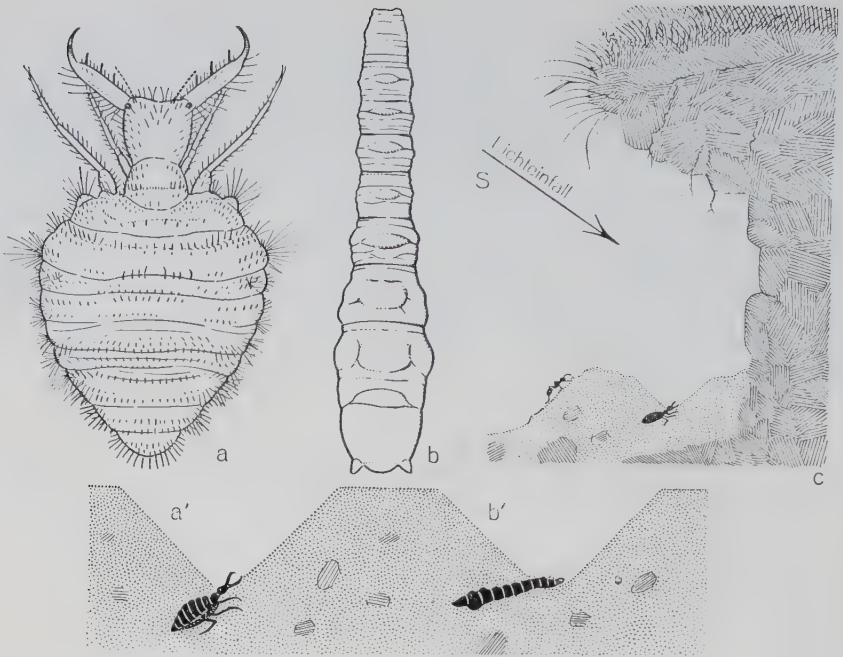


Fig. 240: Sandfallsteller.

a, a' *Myrmeleon formicarius*, Larve, Dorsalansicht und Trichter mit lauerndem Tier im Profil. (Nach DOFLEIN). b, b' *Vermileo vermileo* Larve. (Nach BUCHNER umgezeichnet). c der typische Aufenthaltsort (Habitat), Profilschema.

mit wohlabgesetztem Kopf, mit mächtigen Saugzangen (Mandibel + Maxille) und mit Beinen ausgestattet, ist ebenso unverkennbar eine Planipennierlarve, wie der beinlose hemicephale Wurmlöwe eine Dipterenlarve. Beide stimmen nur darin überein, daß der hintere Teil ihres Rumpfes stärker verdickt und beborstet ist, als sonst in den betreffenden Gruppen üblich (in Fig. 240b ist die Beborstung nicht kenntlich). Beide Arten sind ausgesprochen stenök und stenotop (enger räumlicher Bereich), sie kommen, zuweilen nebeneinander, an genau übereinstimmenden Stellen vor, an Orten, wo sich gleichmäßig feiner trockener und daher leicht beweglicher Sand findet, vorzüglich unter überhängenden Rändern von Hohlwegen und Rainen (Fig. 240c), wo Sandstein verwittert und wo der Regen selten hingelangt. Bevorzugt werden dabei, wegen der Sonneneinstrahlung, Südhänge. Beide Larven sind lauernde Räuber, die im Sand Trichterfallen herstellen, in welche kleine Beutetiere, vorwiegend die an solchen Stellen häufigen Ameisen, zufällig hineingeraten, da sie sich an den schrägen Trichterwänden im rollenden Sand nicht halten können. Im Grunde des Trichters lauert, im Sand vergraben und nur mit dem Vorderende hervorschauend, in jeweils charakteristischer Haltung der Räuber. Der Ameisenlöwe (Fig. 240a') ist mit seinem dicken, beborsteten Rumpf fest im Sand verankert, beweglich sind gegen den Rumpf nur der Prothorax mit dem Kopf und auch sie sind im wesentlichen nur zu einer allerdings ausgiebigen Schwenkung in der Mittelebene befähigt. Mit den Saugzangen, die beim Lauern gespreizt gehalten werden (wie Fig. 240a) und sehr kräftig zupacken können, nimmt der Räuber das Opfer in Empfang, um es, extraintestinal verdauend, auszusaugen. Versucht das Beutetier, sich zu retten, so rollt Sand auf den freiliegenden Kopf des Räubers und löst heftige Schleuderbewegungen aus, welche die Rettungsversuche der Beute meist vereiteln, da durch den emporgeschleuderten Sand die Trichterwände in Bewegung geraten.

Das notwendige Widerlager gegen die Befreiungsversuche der gepackten Beute ist durch die Verankerung im Sand gegeben, die auch der Wurmlöwe durch sein verdicktes beborstetes Hinterende erreicht (Fig. 240b'). Er liegt mit dem Rücken nach unten auf der Lauer – die Augen sind dementsprechend ventral, beim Ameisenlöwen dorsal gelegen – und umschlingt das Beutetier mit dem Vorderende, um es, ebenfalls extraintestinal verdauend, auszusaugen. Die Schleuderreaktion zeigt er beim Beutefang nicht, wohl aber beim Trichterbau, der bei beiden Arten grundsätzlich gleich verläuft. Beide verschwinden, auf Sand gesetzt, sofort unter der Oberfläche, sie zeigen ausgesprochene positive Thigmotaxis, d.h. das Bestreben, ihren Körper mit Ausnahme des Vorderendes möglichst allseitig mit festen Gegenständen in Berührung zu bringen. Auf Sandboden wirkt sich dies dahin aus, daß im Verlauf der für beide Arten charakteristischen Fortbewegung der Körper in den Sand eindringt. Der Ameisenlöwe, der mit seinen (für Planipennierlarven atypisch) vorwärts gestellten Beinen den Körper nach rückwärts über die Unterlage schiebt, das Hinterende gegen den Boden gestemmt, stößt sich so ruckweise in den Sand hinein; die größtenteils nach vorn gerichteten Borsten halten ihn darin fest. Der Wurmlöwe erreicht dasselbe durch Krümmungen des Rumpfes, beide Arten schleudern dann, wenn sie ungestört bleiben, mit ihrem Vorderende den Sand über sich empor und stellen so allmählich den regelmäßigen Trichter her, der wenigstens beim Ameisenlöwen, unabhängig von der Körpergröße des Tiers, um so größer gebaut wird, je länger dieses gehungert hat. Wenige ineinandergreifende Reaktionen, im Einzelfall, parallel zu dem unterschiedlichen Bautyp, etwas verschieden, im Erfolg aber gleich, bewirken also die erstaunliche Übereinstimmung des Trichterbaues und des Fangs. Beide, der Bau sowohl wie der Fang, sind nur in trockenem feinen Sand (oder entsprechend feiner Erde, Mulm u. dgl.) möglich, und dieser findet sich wiederum nur an den eng begrenzten Örtlichkeiten, an denen auch die Beutetiere leben. Diesen allein möglichen Aufenthaltsort könnten die Larven mit den ihnen zur Verfügung stehenden Mitteln nicht aktiv aufsuchen, sie brauchen ihn aber auch nicht zu suchen, denn bei beiden Arten weiß das ♀ die Eier an den Orten abzusetzen, wo die Lebensbedingungen für die Jugendstadien gegeben sind (auch die Puppen ruhen im Sand). Bei *Vermileo* ist nachgewiesen, daß das ♀ vor der Eiablage mit den herabhängenden Hinterbeinen über den Boden streift und so dessen Beschaffenheit prüft, von *Myrmeleon* weiß man in dieser Hinsicht nichts Näheres.

### 3.3.1. Bedeutung benachbarter Lebensräume

Während bei *Vermileo* die Imagines an Blüten Nahrung suchen, also in benachbarten Lebensstätten ihren Nahrungsraum finden, ist die Imago von *Myrmeleon* zur Nahrungsaufnahme unfähig. Sie nützt den Luftraum nur als Ausbreitungs- und als Fortpflanzungsraum und ist dementsprechend kurzlebig. Die vom **Entwicklungstyp** abhängige unterschiedliche **Bedeutung benachbarter Lebensstätten** für die Einzelform, die schon aus diesen Beispielen hervorgeht, läßt sich noch klarer an den

an Süßwasser gebundenen Insekten demonstrieren. Unter ihnen gibt es Formen, für die im Larvenzustand das Wasser Lebensraum im vollsten Sinn des Wortes, d.h. Bewegungs-, Nahrungs- und Atmungsraum ist, und die als Imagines den Luftraum ebenso vollständig und zudem noch als Ausbreitungs- und Fortpflanzungsraum ausnützen, um nur zur Eiablage das Wasser aufzusuchen: Libellen, Trichopteren, viele Dipteren. Von solchen Formen aus werden andere verständlich, bei denen für die Jugendstadien das gleiche gilt, bei denen aber, wie beim Ameisenlöwen, die nicht zur Nahrungsaufnahme fähige Imago den Luftraum nur als Atmungs-, Ausbreitungs- und Fortpflanzungsraum, nicht als Nahrungsraum nützt (Ephemeropteren und, bis zu einem gewissen Grade, Sialiden). Ein Extrem dieses Falles stellt eine Chironomide der Gattung *Stylotanytarsus* dar, die sich als Schädling

in Wasserleitungen einnisten konnte, da ihre Weibchen zur Parthenogenese befähigt, so gleich nach dem Schlüpfen, ja wohl noch innerhalb der Puppenhülle, ihre Eier ablegen. Der Luftraum, den die Chironomiden-Imago sonst wenigstens zur Kopulation braucht, ist dadurch überhaupt entbehrlich geworden, denn alle anderen Entwicklungsstadien leben unter Wasser, und die Larven finden auch in Wasserleitungen den Detritus, den sie als Nahrung brauchen. Im Endeffekt, in der Anpassung an das Wasser als einzigen Lebensraum, gleicht dieser Fall weitgehend dem der paurometabolen Wasserwanzen, bei denen aber das Wasser von der Larve und der Imago gleichermaßen als Lebensraum voll ausgenützt wird, abgesehen von der Atmung an der Wasseroberfläche (Stigmenatmer, S. 153). Den Luftraum braucht die Imago hier lediglich als Ausbreitungsraum, da auch die Fortpflanzung im Wasser stattfindet. Dasselbe gilt von den holometabolen Wasserkäfern, deren Larven teils Kiemenatmer (Gyriniden), teils Stigmenatmer sind.

Die Ergebnisse dieses Vergleichs lassen sich, auch für rein terrestrische Formen, folgendermaßen verallgemeinern und durch weitere Beispiele ergänzen:

1. Von Einzelfällen abgesehen, bei denen eine sehr verschiedenartige Anpassung der Larven und der Imagines an ungleiche Lebensbereiche vorliegt (Libellen), zeigen die **Hemimetabolen** eine gleichartige Ausnützung des gleichen Lebens- (besonders Nahrungs-)raums durch alle Stadien, wenn auch nicht selten die Imago, ihrer größeren Beweglichkeit entsprechend, eine größere Breite der Nahrungswahl hat (Psyllinen, Aleurodinen u.a.). Bei den **Holometabolen** leben Larve und Imago entweder in verschiedenen Lebensräumen oder im gleichen Biotop (s. oben, Flöhe, Wasserkäfer), können aber auch im letzten Fall die verschiedenen an den speziellen Lebensstätten gegebenen Gelegenheiten, vor allem des Nahrungserwerbs, dank der caenogenetischen Organisation der Larve in ungleicher Weise ausnützen. Nur wo diese wenig ausgesprochen ist, wie bei den Raphididen, bei den Silphiden und anderen primitiven Käfern, zeigen Larven und Imagines weitgehend gleiche Lebens-, besonders Ernährungsweise.

2. Diese Eigentümlichkeit der Holometabolen bedeutet für die einzelne Art einen **Vorteil**, insofern sie eine vollständigere Ausschöpfung vorhandener Gelegenheiten, z.B. Nahrungsquellen, ermöglicht (andere Möglichkeiten s. S. 280). Für den Stamm bringt sie die Möglichkeit der Entfaltung einer größeren Formenmannigfaltigkeit mit sich.

3. Dabei kommt es indessen nicht allein auf die **veränderte Organisation** (Entwicklungsweise) an, sondern auf ihr **Zusammentreffen** mit einer viele erreichbare **Gelegenheiten bietenden Umgebung**. Der Formenfülle der Wasserinsekten mit ihrem reich gegliederten und an andere reiche Lebensräume anstoßenden Biotop steht die Formenarmut etwa der Höhlen- oder der Wüsteninsekten gegenüber, die in armen und eintönigen Biotopen leben und außerdem, aus verschiedenen Gründen, reichere Biotope nicht erreichen können:

### 3.3.2. Stenökie

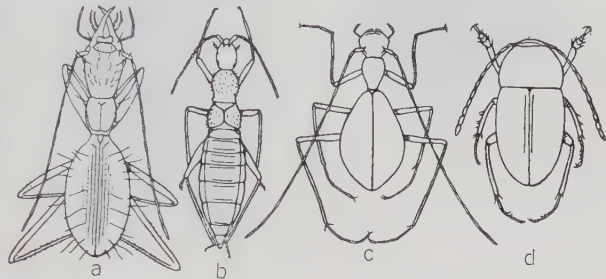
- 3.3.2.1. Die **Höhleninsekten**, für die Fig. 241 einige Beispiele aus der Käferreihe vorführt, zeigen einen weitgehend einheitlichen Cavernicolenhabitus, der auch bei anderen Tiergruppen wiederkehrt und hauptsächlich auf **Verluskonvergenzen** beruht. Typische Höhlentiere sind blind oder haben nur rudimentäre Augen, sind pigmentarm oder pigmentlos und zeigen eine Neigung zur Verlängerung der Körperanhänge. Bei den Insekten pflegt



die Aufhellung zu fehlen oder weniger deutlich zu sein als etwa bei cavernicolen Krebsen, doch kommt bei ihnen Flügellosigkeit (Fehlen der Hinterflügel und entsprechend geringe Schulterbreite bei Käfern) hinzu, bei den Käfern eine Tendenz zur Bildung einer Einschnürung hintere dem Prothorax, verbunden mit einer nicht selten bis zur Physogastrie gesteigerten Auftreibung des Hinterleibs. Beispiele für die letztere Eigentümlichkeit, die geeignet ist, den Habitus der Familie zu verwischen, zeigt Fig. 241 a und c, während bei b und d die Habitusmerkmale der systematischen Gruppen noch deutlich zu erkennen sind. Die Entstehung der Physogastrie und der Einschnürung, die wir auch bei manchen Ameisengästen wieder antreffen, bleibt rätselhaft, die andern Cavernicolenmerkmale sind z. T. auf Verlustmutationen zurückzuführen, von denen vielfach noch eine bedeutende Variabilität des betreffenden Merkmals zeugt (Pigmentierung bei manchen Höhlencollembohlen und -käfern, Augen bei anderen Höhlentieren), z. T. auf Mutationen anderer Art (Länge und Schwäche der Beine), die mit jenen das gemeinsam haben, daß sie im Freien ihren Trägern schnell das Leben kosten und daher ausgemerzt würden, in den Höhlen aber entweder ganz unschädlich sind (Blindheit, Pigmentmangel) oder wenigstens in dem hier stark herabgesetzten Daseinskampf erhalten bleiben konnten (Langbeinigkeit, Flügellosigkeit, die allerdings auch bei freilebenden Formen nicht selten ist). Eben diese Merkmale sind es aber auch, die den Aufenthalt in Höhlen zum Zwangsaufenthalt für die Art machen, wenn sie einmal erworben sind: die Arten sind in anderen Biotopen nicht mehr konkurrenzfähig.

Fig. 241: Blinde Höhlenkäfer.

a Carabide (*Aphaenops bucephalus*), b Staphylinide (*Apteraphaenops longiceps*), c, d Bathysciinen (Silphiden), c *Paranthrophilon speleobatooides*, d *Speonomus pyrenaicus*. (Nach JEANNEL aus PAULIAN).



3.3.2.2. Ähnlich wie die Höhleninsekten zeigen auch die **Wüsteninsekten** vieles Gemeinsame im Habitus, doch handelt es sich dabei weniger um Verlustkonvergenzen als um analoge Umkonstruktionen, um **Konvergenzen konstruktiver Art**, wie wir die z. B. auch bei den Räubern, den Fellparasiten und den Wasserinsekten beobachteten. Wählen wir die Tenebrioniden der Sandwüsten als Beispiele, so ist bei ihnen allerdings häufig ein Verlust der Hinterflügel und daher eine geringe Schulterbreite zu verzeichnen, ähnlich wie bei den Höhlenkäfern. Im übrigen aber zeigen sie durchaus positiv funktionell bedeutsame Besonderheiten der Form und der Färbung, Anpassungen an die hohen Temperaturen, die große Trockenheit und die besondere Bodenbeschaffenheit ihrer Aufenthaltsorte: Während die Tenebrioniden sonst schwarz sind, haben die Wüstenformen eine auch bei den Carabiden wiederkehrende Neigung zur Aufhellung der Körperoberseite. Die helle Färbung kommt durch weiße Behaarung, durch kreidige, wachsartige (Fig. 242) oder andere Ausscheidungen oder schließlich durch Aufhellung der Kutikula selbst zustande. Ist diese Eigentümlichkeit im Verein mit der starken Wölbung der Flügeldecken, die zwischen diesen und dem Hinterleibsrücken eine dicke Luftschicht schafft, geeignet, die Wärmeeinstrahlung herabzusetzen, so vermindert die Verschmälerung der Gelenkmembranen die Verdunstung. Experimentelle Untersuchungen über den Wasserhaushalt fehlen, doch zeigen auch andere Tenebrioniden eine hohe Regulationsfähigkeit in dieser Hinsicht, und die ungewöhnlich hohe Lage der Vorzugstemperatur bei Wüstentenebrioniden (49° bei *Adesmia metallica*; vgl. S. 434) weist darauf hin, daß hier auch im Stoffwechsel besondere Anpassungen vorliegen müssen. Schwierigkeiten bereitet die Fortbewegung auf dem leicht beweglichen, trockenen, feinen

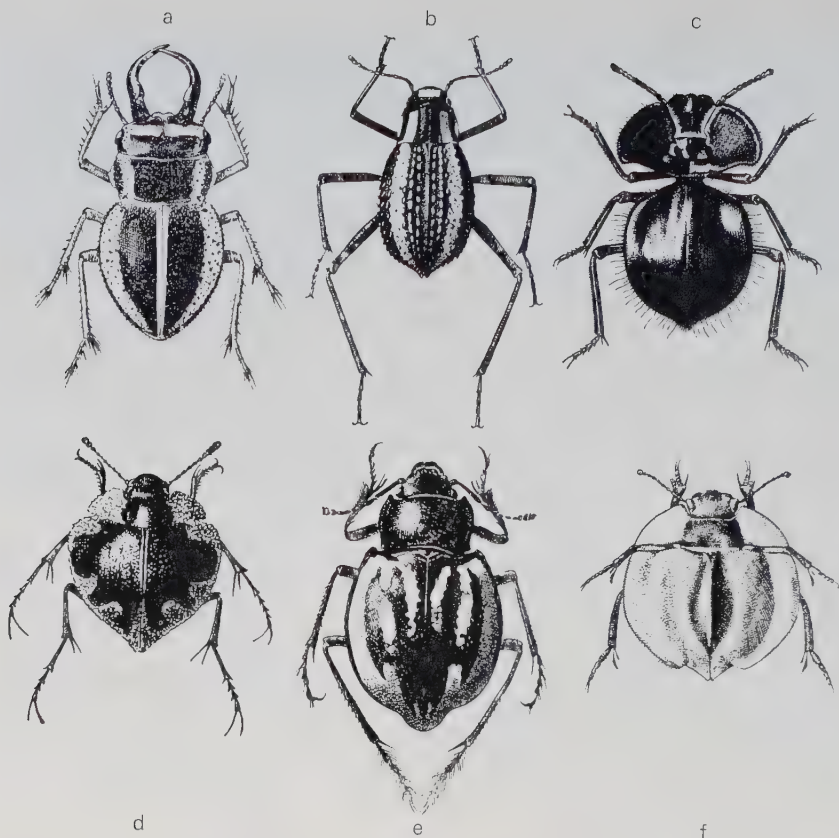


Fig. 242: Anpassungserscheinungen an das Leben auf heißen Sandwüsten bei Tenebrioniden. a weißbeschuppte Seitenbänder auf Halsschild und Flügeldecken (*Calognathus chevrolati*), b stark verlängerte Beine und leichte helle Ausschwitzungen auf Halsschild und Flügeldecken (*Stenocara gracilipes*), c starke, flockige, klebrige Wachausscheidungen, die hauptsächlich an den langen Haaren der Körperseite haften und woran Erde, Pflanzenteilchen, zuweilen auch tote Termitenlarven kleben bleiben (*Eurychora alaticollis*), d sehr lang gestreckte Tarsen und Krallen und weißbehaarte, mit einer kreidigen Ausscheidung überzogene Seitenflecken am Halsschild und auf den Flügeldecken (*Cardiosis triangulifer*), e «Sandschuhe», sehr lange Krallen und lang beborstete Tarsen (*Sternodes caspicus*), f dichte weiße Beschuppung auf der ganzen Körperoberfläche und blattartig verbreiterte Schienensporne (*Lepidochora eberlanzi*). a–d, f Wüste Namib, Südafrika, e Transkaspien. (Nach GEBIEN 1938 und PAULIAN).

Sand. Bei vielen Wüstenkäfern kommt es zu einer Verlängerung der Beine, durch die ähnlich wie bei den Wasserläufern (S. 418) das Gewicht auf eine größere Oberfläche verteilt, die Reibung vergrößert und gleichzeitig die Berührung des Rumpfs mit dem heißen Boden vermieden wird. Diese Beinverlängerung, die demnach als Anpassung zu begreifen ist und einen ganz anderen Sinn hat als die gleiche Erscheinung bei den Höhlenkäfern, ist z. B. bei den *Stenocara*-Arten soweit getrieben, daß die Tiere Spinnen gleichen (Fig. 242b). Weniger ausgesprochen ist sie bei Formen wie *Sternodes* (Fig. 242e), deren Beinspitzen als Sandschuhe entwickelt, d. h. mit sehr langen Krallen und mit Borstenbesätzen aus-

gestattet sind, die das Einsinken in den Sand verhindern. Das Fehlen der Flügel weist darauf hin, daß auch die Wüsteninsekten Gefangene ihres Biotops sind, aber nicht weil sie, gleich den Höhleninsekten, anderswo konkurrenzunfähig wären, sondern weil die räumliche Weite ihres Biotops das Erreichen anderer Lebensräume so gut wie unmöglich macht. Der freie Luftraum wird von diesen flügellosen Formen höchstens für die passive Ausbreitung durch den Wind genützt, Lebensraum ist der Sandboden mit seinen spärlichen lebenden und toten Pflanzenteilen, die den Tenebrioniden und ihren Larven als Nahrung dienen.

Jede Form der **Stenökie** i. w. S., der Anpassung an einen engen ökologischen Bereich bedeutet ein Abschneiden mehr oder minder zahlreicher Lebens- oder Entfaltungsmöglichkeiten für die Individuen bzw. für den Stamm. Liegt die Beschränkung der Möglichkeiten bei den Wüsteninsekten in der Eigentümlichkeit des armen, weiten Biotops begründet, spielt bei den Höhleninsekten der einmal erreichte Zustand der Anpassung an den besonderen, abgeschlossenen, engen Lebensraum entscheidend mit herein, so ist es in anderen Fällen allein die Organisation, die eine Ausnützung der zahlreichen anderen erreichbaren Gelegenheiten ausschließt. Das beste Beispiel dafür ist der Ameisenlöwe, dessen höchst spezialisierte Organisation durch den rudimentären Charakter des Imaginallebens auf die Spitze getrieben wird (S. 421).

### 3.3.3. Vorteile der Euryökie

Die Verlagerung des Schwergewichts des Lebens auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium, auf das Larvenstadium beim Ameisenlöwen, bei den Ephemeropteren oder den Megalopteren (S. 221), auf das Imaginalstadium bei den Pupiparen (S. 415) oder den Termitoxeniinen (S. 222), ist eine besondere Anpassungsform, bei der auf den früher errungenen Vorteil einer vollen Ausnützung der Gelegenheiten zweier Lebensstätten verzichtet wird und ohne Schaden verzichtet werden kann, solange nicht Umgebungsänderungen regionaler Art (Klimaänderungen) oder Eingriffe des Menschen in die Landschaft bzw. die Biozönose die eine Lebensstätte, auf die die Art angewiesen ist, vernichten oder unerreichbar machen. Während sonst Stenökie erhöhte Lebenssicherheit bedeutet, zeigt sich beim Eintritt solcher oder auch kleinerer Umgebungsänderungen der Vorteil der **Euryökie** i. w. S., die ein Leben in weiteren ökologischen Grenzen ermöglicht. Zwischen beiden Extremen, wie überhaupt zwischen den extremen Anpassungstypen, bestehen indessen zahllose Übergänge, die durch verschiedenartige Kombination der einzelnen Komponenten der Organisation (Baueigentümlichkeiten, Entwicklungserscheinungen und Reaktionen) zustande kommen und das Leben unter sehr verschiedenen, stabilen oder periodisch bzw. nicht periodisch wechselnden Bedingungen ermöglichen. Es sei in diesem Zusammenhang auf die früher erwähnte Bedeutung der Neotenie (S. 222), der Parthenogenese (S. 274), der Viviparie (S. 280) und der Heterogonie (S. 274) für die Ausnützung bestimmter Nahrungsquellen verwiesen; Näheres folgt auf S. 514ff.

Da im Verlauf der Ausbreitung (S. 538) immer wieder neue Lebensräume erreicht werden können und da über längere Zeiträume hin weder die Organisation noch die Umgebung ganz unverändert bleiben, ist der **Zustand des Gleichgewichts zwischen Organisation und Umgebung**, der Zustand des Angepaßtheits, kein **Dauerzustand**. Die Organisation kann der Umgebung entwachsen, die Umgebung



der Organisation entgleiten, die veränderte Organisation kann auf eine neue Umgebung stoßen, und es gehört mit zu den Aufgaben der Ökologie, derartige Fälle zu registrieren, die eintretenden Störungen des Gleichgewichts festzustellen und gegebenenfalls die Herstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes, das Auftreten einer Anpassung in statu nascendi, zu beobachten, wie sie etwa die Einbürgerung der auf S. 421 erwähnten *Stylotanytarsus*-Art in Wasserleitungen darstellt. Ökologische Forschung kann auf diese Weise exakte Beiträge zur Klärung des **Vorgangs der Anpassung**, des stammesgeschichtlichen Geschehens der Entstehung der «zweckmäßigen» Organisation liefern, ohne aus dem Rahmen ihrer Arbeitsweise heraustreten zu müssen.

### 3.4. Wesen und Einteilung der Ökologie (nach SCHWERDTFEGGER)

In der Einleitung zu diesem Hauptteil wurde gesagt (S. 412), daß Gegenstand der Ökologie das Studium der vielseitigen Beziehungen (Relationen) eines Organismus zu anderen Organismen und zur unbelebten Natur ist. Relation bedeutet, daß der Änderung einer Komponente Änderungen der anderen Komponenten eines Gefüges folgen. Sie wird, wie in der Mathematik am klarsten durch eine Zahlengleichung oder ein Kurvenbild dargestellt. Die ökologischen Tatsachen sollen, wo immer es geht, nicht nur qualitativ-schildernd, sondern quantitativ-wägend erforscht werden. Die Entwirrung des Geflechtes der mannigfaltigen Relationen macht zunächst eine analytische Methode nötig. Dabei sind sowohl die Ansprüche der Tierart, repräsentiert durch die lebensnotwendigen Eigenschaften des Wohnraums, als auch die nicht notwendigen, aber daseinsbeeinflussenden lokalen Gegebenheiten zu isolieren und ihre Beziehungen zum Tier sowie dessen Fähigkeiten, mit ihnen fertig zu werden, im einzelnen zu untersuchen. Die Gegebenheiten, die das Leben ermöglichen und auf es einwirken, werden als ökologische Faktoren bezeichnet. Sie werden nach ihrer Herkunft in abiotische, biotische und trophische Faktoren eingeteilt. In der Autökologie geht die Betrachtung dieser Verhältnisse von der einzelnen Tierart aus. Durch das isolierende Laboratoriumsexperiment soll die Einzelwirkung jeder Komponente eines Faktorenkomplexes auf die einzelne Tierart erkannt werden. Diese Analyse darf aber nur unter Berücksichtigung des natürlichen Zusammenspiels des Gesamtgefüges durchgeführt werden, wenn sie nicht zu falschen Folgerungen führen soll. Außerdem sollte aber auch in der Autoökologie eine Synthese angestrebt werden, der Zusammenbau der analytisch erfaßten Faktoren zur Umwelt der einzelnen Tierart. An die Autökologie schließt sich die Synökologie an. Sie legt ihrer Betrachtungsweise die Gesamtheit aller an einem bestimmten Ort lebenden Organismen, die zu den verschiedensten Arten gehören können, zugrunde und untersucht die Beziehungen, wodurch sie miteinander verbunden sind bzw. sein können, und die Einflüsse, die auf die Lebensgemeinschaft (Biozönose) von außen einwirken. Oft ist die Entscheidung nicht möglich, ob ein Vorgang zur Autökologie oder Synökologie gehört. Dieses ist besonders dann der Fall, wenn es sich um Populationen handelt, also um eine Vielzahl von Individuen gleicher Art an einem bestimmten Ort. Wenn z.B. eine Raupenpopulation auf einer Baumkrone bei fortschreitendem Fraß unter Nahrungsmangel zu leiden hat, so kann dieses Geschehen sowohl autökologisch (Auswirkung des Nahrungsmangels auf die einzelne Raupe als Individuum) als auch synökologisch (unter dem Ge-

sichtspunkt der gegenseitigen Konkurrenz der einzelnen Glieder der Population) betrachtet werden. Wird die Raupenpopulation von Schlupfwespen parasitiert, so ist die Betrachtung autökologisch bei Studium des Effekts der Schlupfwespe auf die einzelne Raupe oder synökologisch bei Untersuchung der Wirkung der Parasitierung auf das zahlenmäßige Verhältnis von Wirten und Parasiten möglich. Die Untersuchung der Ökologie von Populationen ist außer von wissenschaftlichem Interesse auch von großer praktischer Bedeutung. Sie hat sich daher zu einer besonderen Disziplin der Populationslehre oder Demökologie herausgebildet. Die **Grundfrage** der Ökologie ist die Frage nach der Erhaltung der Arten im Widerstreit der lebens- und vermehrungsfördernden Faktoren auf der einen und der hemmenden Faktoren auf der anderen Seite.

## 3.5. Die Beziehungen zwischen Insekt und Umwelt (Autökologie)

### 3.5.1. Beziehungen zu der unbelebten Umwelt

Wichtigstes Mittel gegen die Feindwirkungen der belebten Umwelt wie gegen die Schädwirkungen der abiotischen Faktoren ist die Vermehrungsfähigkeit der Insekten, deren Grad in erster Linie darüber entscheidet, ob sich eine Art, wenn auch unter Opfern, zu halten vermag. Sie hängt ab von dem Zahlenverhältnis der Geschlechter (S. 268), der Möglichkeit der Mehrfachbegattung und der Parthenogenese, von der Zahl und der zeitlichen Verteilung der von einem Weibchen hervorgebrachten Eier oder Jungen, von der Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien, von der zur Reifung erforderlichen Zeit und von der dadurch bedingten Generationenzahl. Zusammenziehen kann man all diese inneren Faktoren zu dem Begriff des **Vermehrungspotentials**, d.h. der Zahl der Nachkommen, die ein Weibchen in der Zeiteinheit, etwa in einem Jahr, erzielen würde, wenn alle Nachkommen bis zur erfolgten Fortpflanzung am Leben blieben. Dem Vermehrungspotential steht die **Absterbeordnung** (Mortalität) gegenüber, die Zahl der Toten in der Zeit, die ebenfalls ein zusammengesetzter Begriff ist, da die einzelnen Entwicklungsstadien, u.U. auch die Generationen einer Art ganz verschiedene Sterblichkeit zu zeigen pflegen. Vermehrungspotential und Absterbeordnung stehen in komplizierten, teilweise reziproken Beziehungen zueinander und zu den zahlreichen anderen Faktoren, die das Leben einer Art ausmachen.

Der Einfluß der Sterblichkeit auf das Vermehrungspotential ergibt sich aus der **Mortalitätsquote**, d.h. aus dem Zahlenverhältnis zwischen einer bestimmten Anzahl von Eiern und der Anzahl von Individuen, die, aus diesen Eiern stammend, das Alter der Fortpflanzungsfähigkeit wirklich erreichen. Darüber hinaus kann die Sterblichkeit, wenn sie geschlechtsspezifisch ist, das Zahlenverhältnis der Geschlechter bestimmen, der Zeitpunkt des Todes der Weibchen über die Zahl der wirklich abgelegten Eier entscheiden. Umgekehrt bestimmt die in das Vermehrungspotential eingeschlossene Tätigkeit der Geschlechtsorgane in verschieden hohem Maße die Sterblichkeit (S. 281).

Im Mittelpunkt dieser, wie auch aller anderen Beziehungen zwischen den Lebensvorgängen steht der **Gesamtstoffwechsel**, von dessen Intensität die Mortalität sowohl wie auch alle Komponenten des Vermehrungspotentials abhängen. Jeder Lebensvorgang, der den

Stoffwechsel beeinflusst, übt daher auch mittelbar seine Wirkung auf die Absterbeordnung und die Gesamtentwicklung aus. Umgekehrt hängen vom Stoffwechsel wieder zahllose Vorgänge ab, die unmittelbar oder mittelbar Mortalität und Vermehrung beeinflussen. So steigert sich mit dem Stoffwechsel die Aktivität, die über das Zustandekommen der Nahrungsaufnahme und damit über die Sterblichkeit entscheidet und von der unmittelbar das Auskriechen, die Häutungen, das Schlüpfen und die Kopulation abhängen. Die Möglichkeit zur Steigerung der Aktivität hängt auch von der Entwicklung ab insofern, als in den Entwicklungsgang oft Stadien, Morphen oder Generationen mit mehr oder weniger stark herabgeminderter Bewegungsfähigkeit eingeschaltet sind. Das Auftreten flügelloser Morphen, das z.B. bei den Aphidinen mit einer Verminderung der Entwicklungsdauer einhergeht, ist vielfach nachweislich auf Veränderungen des Stoffwechsels (Nahrungsqualität und -quantität) zurückzuführen (Blattläuse, Ameisen, Termiten u. a.). Eingegliedert in diese Beziehungen sind auch die von den Sinnesorganen abhängigen Bewegungsreaktionen, die, an bestimmte Aktivitätsstufen gebunden, die Nahrungssuche, die Auffindung des Geschlechtspartners und des Orts der Eiablage ermöglichen und so das Vermehrungspotential nach der positiven, die Sterblichkeit nach der negativen Seite hin verschieben. Und schließlich darf man nicht vergessen, daß auch die Tätigkeit der Muskeln der Stoffwechselorgane (Darm, Herz) von einer geregelten Funktion des Nervensystems abhängt.

Wir bezeichnen dieses ganze, im einzelnen von Art zu Art verschiedene Netz korrelativer Wirkungen mit Rücksicht darauf, daß es die Grundlage für alle rein endogenen Aktionen und für die exogenen, auf Außenwirkungen hin, aber nach Maßgabe einer endogenen Regel (s. unten) eintretenden Reaktionen darstellt, als die Aktions-Reaktionsbasis oder abgekürzt als **Aktionsbasis** der Art (s. S. 260). Diese wurzelt in der Aktionsbasis im engeren, entwicklungsphysiologischen Sinn, in der spezifischen Beschaffenheit der Eizelle, hat ihre stoffliche Grundlage in der chemisch-physikalischen Eigenart ihres Plasmas und findet ihren Ausdruck in der während der Ontogenese (S. 177) als Bauegefüge, Funktionsgetriebe und Verhalten (S. 145) sich entfaltenden körperlichen Organisation der Individuen. Wie diese Erscheinungen, so ist die Aktionsbasis im Erbgut verankert; wie sie unterliegt sie einer von Art zu Art verschieden stark ausgeprägten Variation. Auf die einzelnen Komponenten der Aktionsbasis wirken sich nun die Außenfaktoren nach Maßgabe einer ebenfalls artspezifischen, erblichen und der Variation unterliegenden Regel, der **Reaktionsnorm** aus (Näheres s. S. 514).

### 3.5.1.1. Die Wirkung der abiotischen Faktoren

Unter den abiotischen Faktoren sind die wichtigsten die klimatischen Faktoren (Temperatur und Feuchtigkeit) mit Einschluß des Lichtes und die chemische und physikalische Beschaffenheit des Mediums (Luft, Wasser), in dem ein Organismus lebt, und der oberen Bodenschicht.

#### 3.5.1.1.1. Temperatur

**3.5.1.1.1.1. Die Körpertemperatur** der Insekten hängt unmittelbar von der Umgebung ab. Sie gehören wie alle Wirbellosen, zu den wechselwarmen (poikilothermen) Tieren.

Wohl wird auch bei ihnen wie bei den gleichwarmen (homoiothermen) Tieren bei jedem physiologischen Vorgang Verbrennungswärme frei, aber die dadurch oder auf andere Weise entstandene Differenz zwischen der Körper- und der Außentemperatur wird nach den auch für unbelebte Körper geltenden physikalischen



Gesetzen ausgeglichen. Wärmeleitung, Wärmestrahlung und Verdunstung sind dabei, je nach der besonderen Lage des einzelnen Falles, mehr oder weniger stark beteiligt. Ihr Ineinandergreifen ist nicht leicht zu durchschauen und wird durch das Hinzutreten von Wärmeproduktion auf chemischem Weg (Verbrennungswärme) noch komplizierter. Für den Ausgleich durch Strahlung bedeutsam ist die Winkelstellung der Körperachse zur Richtung der einfallenden Strahlen und die Haltung der Körperabschnitte (z.B. Abdomen bei Tagfaltern) und -anhänge, namentlich der Flügel, aber auch die Färbung der Körperoberfläche (dunkle Färbung fördert durch stärkere Absorption der Strahlung die Erwärmung, weshalb viele alpine, in der Schneeregion lebende Insekten schwarz sind, während helle Körperfärbung oder glänzende Oberflächen durch Reflektion der Strahlen, weniger Wärme aufnehmen; in heißen Wüsten lebende Insekten sind daher häufig weiß, hellgrau oder gelb) und endlich das Vorhandensein unbewegter Luftschichten, wie sie unter dem Schuppenkleid von Schmetterlingen, zwischen den aufgerichteten Flügeln ruhender Tagfalter oder unter den Flügeldecken der Käfer vorkommen (s. Wüstenkäfer S. 423). Derartige Luftkissen spielen auch beim Ausgleich durch Leitung eine Rolle, der nach der NEWTONschen Formel für den Wärmeausgleich unbelebter Körper [Fortpflanzungsgeschwindigkeit ( $e$ ) = Wurzel aus dem Quotient von Gasdruck ( $d$ ) zu Gasdichte ( $s$ )] erfolgt, aber durch den Feuchtigkeitsgehalt des Tierkörpers und der umgebenden Luft stark modifiziert werden kann. Bei kleinen, dünnhäutigen Larven (z.B. von Blattwespen) geschieht der Temperatúrausgleich in ähnlicher Weise wie bei einem gleichgroßen Stückchen feuchten Tons, und das Sättigungsdefizit der umgebenden Luft wirkt hier wie bei stärker gepanzerten Formen hemmend oder fördernd auf die Schnelligkeit des Ausgleichs, der demnach in solchen Fällen auch dann rein physikalisch erklärbar bleibt, wenn seine Verlangsamung den Eindruck einer Wärmeregulation erweckt.

**3.5.1.1.1.2. Aktive Temperaturregulation**, die ohne Mitwirkung von Lebensvorgängen nicht zustande kommen könnte, fehlt aber auch bei den Insekten nicht ganz. Sie kann sich als individuelle oder als soziale Wärmeregulation äußern und tritt in zwei Formen auf, als physikalische und als chemische Regulation.

**3.5.1.1.1.2.1. Individuelle Wärmeregulation.** Ansätze zu einer individuellen chemischen Wärmeregulation finden sich z.B. bei Sphingiden und anderen Schmetterlingen (auch Tagfaltern), die vor dem Abflug lebhaftes Schwirrbewegungen mit den Flügeln ausführen und durch die entstehende Verbrennungswärme ihre Eigentemperatur auf einen für die Muskelarbeit günstigen höheren Grad bringen. Entsprechend wirkende, wenn auch äußerlich nicht immer so deutlich sichtbare Muskelkontraktionen führen auch die Hummeln, Bienen (s. unten) und viele Käfer aus. Die Temperaturdifferenzen zwischen innen und außen, die auf diese Weise erzielt werden, können gegen  $15^\circ$  erreichen, werden aber, wenn die Muskeltätigkeit aufhört, mehr oder weniger rasch (s. oben) durch Verdunstung und, in geringerem Grad, durch Wärmeausstrahlung und -leitung ausgeglichen. Aktive physikalische Wärmeregulation durch Erhöhung der Verdunstung bei hohen, lebensgefährdenden Temperaturen fehlt nicht ganz, hält sich aber in engen Grenzen. Häufiger und bedeutsamer ist die aktive Wärmeregulation durch verschieden starke Ausnützung von Wärmeein- und -ausstrahlung. Sie wird z.B. bei den Wanderheuschrecken und Tagfaltern durch Änderung der Stellung des Körpers zum Einfall der (Licht- und) Wärmestrahlung und bei Tagfaltern außerdem durch Veränderung der Haltung der Flügel und des Abdomens erreicht. In all diesen Fällen sind die erzielten Verschiebungen der Körpertemperatur sehr erheblich.

**3.5.1.1.1.2.2. Soziale Wärmeregulation.** Leben Insekten in Gesellschaften zusammen und ist der Aufenthaltsort mikroklimatisch irgendwie isoliert, so können sich die individuellen

Wärmeregulationen besonders wirksam äußern. Beispiele für Ansätze zu einer sozialen physikalischen Wärmeregulation bilden die in Gespinsten zusammenlebenden Raupen von Ringelspinnern (*Malacosoma*) oder Gespinstmotten (*Hyponomeuta*), in deren Gespinsten die Temperatur durch Sonneneinstrahlung  $10^\circ$  mehr als die Außentemperatur betragen kann. Bei den Ameisen wird durch Wahl des Orts für den Nestbau und durch eine für diesen Ort und für die besonderen Bedürfnisse der Art geeignete Bauweise für mehr oder weniger große Ausnützung der Strahlungswärme (Wärmeauffang) (Fig. 243 a) und bei den hochstehenden Gattungen für Wärmeisolierung gesorgt. Dazu kommt das Umhertragen der empfindlichen Jugendstadien im Bau oder an dessen Oberfläche, also eine Auswahl mikroklimatischer Örtlichkeiten. Die verschiedenen Ameisengattungen sind in dieser Hinsicht gradweise verschieden.

In Termitennestern werden die in den Tropen herrschenden täglichen Temperaturschwankungen einigermaßen ausgeglichen. Die 4 bis 5 m hohen Kompaßnester von *Amitermes meridionalis* in Australien sind immer mit ihren Breitseiten nach Osten und Westen und mit ihren Schmalseiten nach Norden und Süden orientiert. In den großen, turmartigen *Macrotermes*-Nestern Afrikas sorgt ein System von Kammern und Schächten durch eine ständige Luftzirkulation für Aufrechterhaltung einer annähernd konstanten Temperatur in den Brutkammern (Fig. 261). Die soziale chemische Wärmeregulation, die wie die physikalische eine Konditionierung (S. 458) des Mikroklimas (S. 523) bedeutet und für welche die auf S. 458 erwähnten Raupengesellschaften der Wachsmotte ein sehr einfaches Beispiel bilden, spielt unter den Ameisen nur bei den *Formica*-Arten eine wesentliche Rolle, erreicht aber auch hier nicht die gleiche Entwicklungshöhe wie bei den waben-

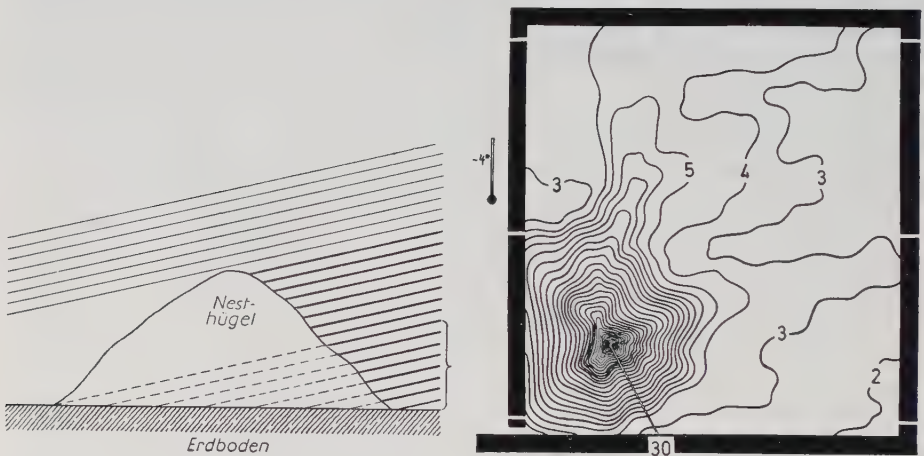


Fig. 243: Soziale Wärmeregulation.

a Aus Koniferennadeln aufgeschichteter Nesthügel der Roten Waldameise, der bei tiefstehender Sonne mehr wärmende Sonnenstrahlen einfängt als der flache Erdboden, worunter das Nest liegt. Die Kuppel ist im schattigen Fichtenwald hoch und steil, im besonnten Kiefernwald dagegen flach. Die Temperatur ist darin immer höher (maximal bis zu  $13^\circ\text{C}$ ) als in der umgebenden Luft. (Nach EIDMANN 1941).

b Ein typisches Bild der Temperaturverteilung in einem überwinterten Bienenvolk bei einer Außentemperatur von  $-4^\circ\text{C}$ . Für jeden Temperaturgrad ist eine Isotherme gezeichnet. Die Bienenmasse ist der Wärmeträger. Darin herrschen Temperaturen von  $30$ – $10^\circ\text{C}$ . Zwischen ihr und den Kastenwänden wird die Temperaturverteilung nach physikalischen Gesetzen ohne Zutun der Bienen geregelt. Um die Bienenmasse legt sich eine wärmere Übergangszone ( $10$ – $5^\circ\text{C}$ ), die bienennahe Luftschicht. Dieser Luftmantel würde in fast gleicher Form um einem leblosen, wärmeren Körper entstehen. (Nach BÜDEL 1960).

bauenden staatenbildenden Hymenopteren. Auch bei diesen wie bei den Ameisen arbeiten die primitiveren Formen zur Erzeugung optimaler Bruttemperaturen nur mit physikalischen Faktoren, doch bedienen sich bereits Formen mittlerer Entwicklungshöhe (Hummeln, soziale Faltenwespen) nicht nur des Wärmeauffangs, sondern auch der Wärmespeicherung (-konservierung) durch Isolierung und haben daneben eine gradweise sich steigernde chemische Wärmeregulation, die bei der Honigbiene ihren Höhepunkt erreicht: Die Temperaturkurve des Brutnests (Sommer) hält sich auch bei extremen Witterungsverhältnissen mit sehr geringen Schwankungen zwischen 34 und 36°, die tägliche Schwankung beträgt 0,2–0,4°, ist also geringer als die des menschlichen Körpers, das brütende Bienenvolk mit dieser, den Wärmebedürfnissen der Brut genau angepaßten konstanten Stocktemperatur verhält sich als Ganzes wie ein homoiothermes Individuum und verfügt wie dieses über verschiedene regulierende Mittel: Die (chemische) Wärmeproduktion kommt als Summierung der Erzeugung von körpereigener Wärme durch die zahlreichen (50000–80000) Arbeiterinnen zustande; die Brut hat keine nennenswerte Eigenwärme. Die (physikalische) Wärmespeicherung (-konservierung) kommt dadurch zustande, daß das Nest im geschlossenen Raume liegt und Lufträume, Brut, Waben und Nahrungsvorräte als Massen mit hoher Wärmekapazität enthält. Überhitzung wird, wiederum als physikalische Regulation, durch Flügelfächeln am Stockeingang (Erzeugung eines Luftstroms) und durch Eintragen von Wasser in den Stock, auf die Waben usw. verhindert (Verdunstungskälte; bei den Vespiden gibt es ähnliche Erscheinungen, doch wird das Wasser bei freihängenden Bauten auf die Außenseite der Nesthülle aufgetragen). Das als Ganzes (aber ohne Brut) überwinternde Bienenvolk hat die gleiche Form der Wärmeproduktion und -speicherung wie das brütende, die überwinternden Bienen bilden im Stock eine traubenförmige Ansammlung, in der die Temperatur, chemisch reguliert, an keiner Stelle unter 8–9°, also niemals bis 6–7° (die untere Aktivitätsgrenze der Bienen), sinkt. Kältestarre tritt deshalb in der Traube, im Gegensatz zu den Ameisen (S. 477) niemals ein. Die wärmste Stelle ist die Traubenmitte, ihr Minimum liegt bei 14–20°, das Maximum über 30°, die kühlfte Stelle ist der Traubenrand, er erreicht mit 8–9° die Reiztemperatur für die Heizreaktion (Fig. 243b), bei der unter Ortsbewegungen, Hinterleibsschütteln und Flügelschlagen eine Auflockerung der Traube und eine Temperaturerhöhung im Stock und besonders in der Traube erfolgt. Je größer die Differenz zwischen Stock- und Außentemperatur ist, desto schroffer und wirksamer sind die Heizstöße, sie unterbleiben, wenn die Außentemperatur so hoch ist, daß dem Traubenrand keine Gefahr der Kältestarre droht, die Temperaturkurve der Traubenmitte folgt dann in ihrem Verlauf der Kurve der Außentemperaturen, die Heizreaktion geschieht gleitend, nicht stoßweise. Die Erhaltung der Aktivität und die Temperaturregulation während des Winters ist natürlich nur dadurch möglich, daß die eingetragenen Vorräte den Bienen stets den zur Wärmeerzeugung nötigen Energiegewinn sichern.

**3.5.1.1.1.3. Einwirkung der Temperatur auf den Gesamtstoffwechsel.** All diese Feststellungen verdecken indessen nicht die Tatsache, daß die Eigentemperatur des Insektenkörpers in der Ruhe die Außentemperatur nicht wesentlich übertrifft. Bei großer Lufttrockenheit und dadurch gesteigerter Verdunstung kann die Körpertemperatur sogar niedriger sein als die Außentemperatur und umgekehrt bei hoher Luftfeuchtigkeit. Die physiologischen Prozesse spielen sich also im Insektenkörper nicht unter gleichmäßig günstigen Temperaturbedingungen ab wie bei den Homoiothermen, sondern unter wechselnden, von der Umgebungstemperatur abhängigen Bedingungen. Jeder physiologische Prozeß ist aber an Stoffwechselvorgänge gebunden, jeder Stoffwechselvorgang ist ein chemischer Vorgang und wird als solcher in seinem Ablauf von den Temperaturbedingungen bestimmt. Daraus ergibt sich die unmittelbare Abhängigkeit des Gesamtstoffwechsels und damit aller Funktionen des Insektenkörpers von der Außentemperatur und die überragende Bedeutung der letzteren für das Insektenleben.



Die für die meisten chemischen Prozesse gültige VAN'T HOFFsche oder RGT-Regel (Reaktions-Geschwindigkeit-Temperatur-Regel), die besagt, daß bei einer Temperaturerhöhung um  $10^{\circ}\text{C}$  die Reaktion um das Zwei- bis Dreifache beschleunigt wird, daß also der Temperaturquotient für zwei um  $10^{\circ}$  auseinanderliegende Punkte ( $Q_{10}$ ) konstant ist, gilt für die physiologischen Vorgänge nur bedingt, denn Temperaturerhöhungen bewirken nicht allein eine Beschleunigung des Ablaufs der Stoffwechselvorgänge, sie bringen auch eine Beeinträchtigung der Leistungen des lebenden Protoplasmas mit sich, die um so deutlicher wird, je höher die Temperatur steigt.

Dieser Feststellung entspricht die Tatsache, daß die Intensität des Gesamtstoffwechsels, die man an der Atmungsintensität ermessen kann (S. 152), sich nicht konstant mit der Temperatur steigert. Stellt man die Abhängigkeit kurvenmäßig dar, so erhält man vielmehr eine Kurve, die annähernd als Reziproke einer Kettenlinie erscheint (Fig. 244a): Von einer unteren Stoffwechselgrenze, d. h. von dem Temperaturpunkt an, bei dem das Tier die Kältewirkungen eben noch überdauern kann und bei dem der Stoffwechsel praktisch gleich Null ist, steigt die Kurve mit der Temperatur erst flach, dann steiler, dann wieder flacher an, erreicht ihr Maximum bei einer Temperatur, die man als Stoffwechseloptimum bezeichnen kann, und fällt dann rapid ab bis zu dem Temperaturpunkt, bei dem der Wärmetod eintritt (obere Stoffwechselgrenze). Die Lage der Grenzpunkte und des Optimums ist von Art zu Art, ja von Entwicklungsstadium zu Entwicklungsstadium ebenso verschieden wie die Steile des Anstiegs und Abfalls der Kurve, deren Gesamtverlauf zu der Annahme geführt hat, daß sie die Summe zweier Exponentialfunktionen darstellt und das Wechselspiel einer stoffwechselfördernden und einer stoffwechselhemmenden Wirkung von Temperaturerhöhungen wiedergibt. Diese Vorstellung hat sicher einen richtigen Kern, zumal bei Enzymwirkungen in vitro tatsächlich derartige Erscheinungen zu beobachten sind, kann aber gegenüber der tatsächlichen Komplikation der am Stoffwechsel beteiligten und in ihn hineinspielenden Vorgänge nur als sehr rohes Schema gelten.

**3.5.1.1.1.4. Einwirkung der Temperatur auf einzelne physiologische Vorgänge.** Untersucht man statt des Gesamtstoffwechsels einzelne physiologische Vorgänge auf ihre Abhängigkeit von der Temperatur, so erhält man je nach der Art, wie man die Resultate aufzeichnet, entsprechende, wenn auch quantitativ verschiedene Kurvenbilder oder, als deren Reziproke, kettenlinienähnliche Kurven. Man kann so für jeden dem Experiment zugänglichen, an irgendeinem Entwicklungsstadium einer Art ablaufenden Prozeß die Temperaturgrenzen und -optima feststellen.

**3.5.1.1.1.4.1. Die Optima für die Tätigkeit der eigentlichen Stoffwechselorgane,** der Zirkulations-, Verdauungs- und Exkretionsorgane, stimmen im typischen Fall in ihrer Lage miteinander und mit dem Optimum des Gesamtstoffwechsels einigermaßen überein, d. h. sie sind sämtlich der letalen Wärmezone genähert, brauchen aber auch bei einer Art nicht ganz gleich zu liegen.

**3.5.1.1.1.4.2. Was die Tätigkeit der Bewegungsorgane betrifft,** so ist sie in doppelter Hinsicht von der Temperatur abhängig; denn einmal wird die Muskelkontraktion als solche von der Temperatur beeinflußt, und dann hängt ihre Auslösung von den Einflüssen der Temperatur auf die Tätigkeit des Nervensystems ab. Die Beziehungen der Bewegungen zur Außentemperatur bieten ein verschiedenes Bild, je nachdem, ob man bloß auf die Aktivität an sich, auf den Eintritt und die Frequenz der Bewegungen achtet, oder auch darauf, ob die Bewegungen geordnet und gerichtet sind.

Bringt man Insekten in einen stark abgekühlten Raum und läßt dann die Temperatur allmählich ansteigen, so beobachtet man im typischen Fall nacheinander folgende Aktivitätsstufen: 1. Stufe. Muskelkontraktionen sind unmöglich, die Tiere liegen starr und sind weder zur Aufrechterhaltung der Körperstellung noch zur Nahrungsaufnahme fähig: **Kältestarre**. 2. Stufe. Ortsbewegung findet nicht statt, doch können wenigstens einzelne Glieder bewegt werden. Nahrungsaufnahme ist nicht ausgeschlossen. 3. Stufe. Geordnete Schreitbewegung findet statt: 4. Stufe. Flugbewegung kommt hinzu: 5. Stufe. Bewegungen extrem gesteigert, ungeordnet; **Ruhelosigkeit**. 6. Stufe. Nachlassen der Beweglichkeit und Übergang zur **Wärmestarre**, die rasch vom Wärmetod abgelöst wird.

Die Grenzen der **Aktivität** fallen ungefähr mit den Stoffwechselgrenzen zusammen, die Stufe der Ruhelosigkeit, das Aktivitätsmaximum, fällt in die für den Stoffwechsel optimale Temperaturzone (Fig. 244b). Der Stoffwechsel des beweglichen Tiers unterscheidet sich, da jede Aktivitätssteigerung eine Steigerung des Stoffwechsels nach sich ziehen muß, vom Ruhestoffwechsel bewegungsunfähiger Stadien (Embryonen, Puppen, Scheinpuppen u.a.) und durch Thanatose oder Narkose bewegungsunfähig gemachter Individuen dadurch, daß die Stoffwechselkurve steiler ansteigt und ein höher gelegenes Maximum erreicht. Obgleich also der Unterschied die Lage des Maximums auf der Temperaturskala nicht berührt, ist er doch sehr wichtig, da in ihm der Grund dafür liegt, daß die Schädigung des Organismus durch hohe Temperaturen bei beweglichen Tieren erheblich rascher als bei wenig beweglichen oder bei unbeweglichen eintritt.

Das Optimum für geordnete Bewegungen, das man am besten durch Beobachtung der Einflüsse der Temperatur auf die Geschwindigkeit geordneter Schreitbewegungen festzustellen vermag, liegt, wie Fig. 244b an einem Beispiel zeigt, tiefer als das Aktivitätsoptimum. Sehr verschieden, jedenfalls aber tiefer als das Aktivitätsoptimum, liegen selbst innerhalb einer Art die Optima für **gerichtete Bewegungen**, für Taxien. Bei der Mottenschildlaus *Trialeurodes* z. B., wo das Aktivitätsoptimum um 40° liegt, überwiegt bei niedriger Temperatur die geotaktische, bei höherer die phototaktische Orientierung; das Optimum für Phototaxis liegt bei 35°, das für Geotaxis bei 20°. Die Reizschwelle oder, anders ausgedrückt, die Reflexstimmung für Reaktionen auf verschiedene Reize verschiebt sich mit der Temperatur. Dieselbe Verschiebung kann auch bei Reaktionen auf einen und denselben

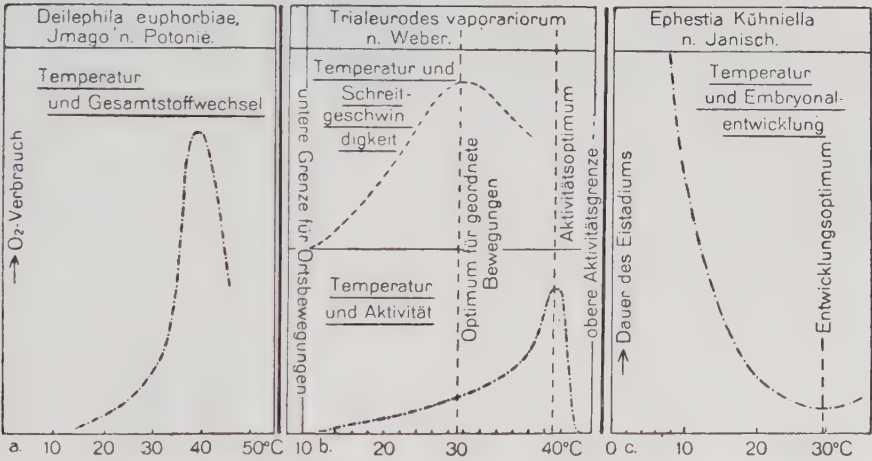


Fig. 244: Abhängigkeit des Gesamtstoffwechsels (a) und einzelner physiologischer Vorgänge, Schreitgeschwindigkeit und Aktivität (b) und Embryonalentwicklung (c) von der Temperatur. Erklärung im Text.

Reiz eintreten: Einen Umschlag der positiven in negative Phototaxis mit steigender Temperatur zeigen Altraupen des Spinners *Malacosoma disstria* bei 35,5°, des Wicklers *Choristoneura fumiferana* bei 37,9° und Altlarven der Blattwespe *Neodiprion banksianae* bei 36,5°.

3.5.1.1.4.3. Die Temperatur kann auch selbst als **richtender Reiz** für die Fortbewegung dienen: Im Temperaturgefälle finden Insekten durch Schreckreaktionen eine bestimmte Temperaturstufe, die Vorzugstemperatur (das Thermopräferendum), die von Art zu Art und von Stadium zu Stadium wechselt, aber auch innerhalb eines Stadiums nicht immer gleich ist (Entwicklungsphase, Umstimmung, s. S. 138). Besonders wichtig ist diese Fähigkeit für nicht streng permanente blutsaugende Parasiten von Warmblütern (s. S. 117).

3.5.1.1.4.4. Da die **Pigmentablagerung** in der Kutikula der Insekten eine Folge physiologischer Vorgänge ist, kann auch sie von der Temperatur beeinflusst werden, wie z.B. am Zweipunkt-Marienkäfer, *Adalia bipunctata*, experimentell gezeigt werden konnte.

Er hat, wie viele Marienkäferarten, eine außerordentlich starke Variabilität in seiner Flügelzeichnung (Fig. 245). Am häufigsten ist eine Form mit gelbroter Grundfarbe der Flügeldecken und je einem schwarzen Punkt in ihrer Mitte (1). Am zweithäufigsten ist eine Form, bei der die schwarze Zeichnung sich weit über die Flügeldecken ausbreitet, so daß nur einige rote Flecke übrigbleiben, und zwar auf jeder Flügeldecke ein großer vier-eckiger Schulterfleck, ein Fleck hinter der Mitte nahe der Naht und einer an der Spitze (7). Außer diesen beiden Formen, der «roten» (*bipunctata*) und der «schwarzen» (*sex-pustulata*) gibt es alle Übergänge von einer fleckenlosen roten bis zu einer vollkommen



Fig. 245: Abhängigkeit der Variabilität der Flügeldeckenzeichnung bei *Adalia bipunctata* von der Temperatur. (Nach SCHRÖDER und SCHILDER aus WAGNER 1955).



schwarzen Form, wovon allerdings manche Formen, wie die beiden Extreme, sehr selten sind. Wenn man die ganze Zweipunkt-Bevölkerung eines Ortes zu einem bestimmten Zeitpunkt sammelt und die Käfer nach ihren Zeichnungsmustern ordnet, so kann man feststellen, daß sich jeweils das Muster mit der vermehrten Schwarzfärbung aus einem Muster mit geringerer Schwarzfärbung ableiten läßt und daher alle Zeichnungsmuster in einer bestimmten Reihenfolge angeordnet werden können (Fig. 245, Abszisse). Die Häufigkeit der einzelnen so geordneten Formen ergibt eine zweigipfelige Kurve, deren Spitzen von den beiden beschriebenen Formen (rot und schwarz) gebildet werden (Fig. 245, ausgezogene Kurve). Ihr Verhältnis zueinander ist, wie durch Kreuzungsversuche festgestellt wurde, erblich festgelegt. Bei den Zwischenformen ist dieses aber nicht der Fall. Setzt man nämlich die Puppen einer erhöhten Temperatur (37°C) aus, so entstehen an Stelle der schwarzen Form Käfer, die etwas weniger schwarze Zeichnung aufweisen, die also etwas heller geworden sind: der zweite Gipfel der Häufigkeitskurve (Fig. 245, gestrichelte Kurve) verschiebt sich nach links. Die Variabilität der Flügelzeichnung wird also außer durch Erbanlagen auch durch die Temperatur während der Puppenruhe bedingt.

3.5.1.1.1.4.5. Von außerordentlicher Bedeutung ist die Temperatur für die **Fortpflanzung** schon dadurch, daß die für das Zusammenfinden der Geschlechter nötigen, mit Taxien kombinierten Instinktbewegungen nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen möglich sind, und durch ihren möglichen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung (s. S. 268).

3.5.1.1.1.4.6. Darüber hinaus sind aber die Reifung der Geschlechtsorgane und die Produktion von Spermien bzw. Eiern Teilprozesse der **Gesamtentwicklung**, in deren Ablauf die Temperatur in folgendem Sinne eingreift: Entwicklung und Baustoffwechsel sind identisch. Ein Baustoffwechsel wird aber erst möglich, wenn der Betriebsstoffwechsel gesichert ist. Die Verringerung der Intensität des Gesamtstoffwechsels, die bei niedrigen Temperaturen eintritt, läßt den Baustoffwechsel zurücktreten, die untere Temperaturgrenze für die Entwicklung («Entwicklungsnullpunkt») liegt höher als die untere Stoffwechselgrenze. Das Entwicklungsoptimum fällt dagegen etwa mit dem Stoffwechseloptimum zusammen; die obere Temperaturgrenze der Entwicklung liegt, wenn überhaupt, nur wenig unterhalb der oberen Stoffwechselgrenze.

Behandelt man irgendeinen Entwicklungsvorgang graphisch, stellt man z.B. die Abhängigkeit der Embryonalentwicklung von der Temperatur dadurch dar, daß man auf der Abszisse die Temperatur, auf der Ordinate die Dauer des Eistadiums bei verschiedenen konstant gehaltenen Temperaturen abträgt, so erhält man eine Kurve, die von einem oberhalb der unteren Stoffwechselgrenze gelegenen «Entwicklungsnullpunkt» ab erst schnell, dann langsamer fällt, um ein Minimum zu erreichen, das die Lage des Entwicklungsoptimums bezeichnet und von dem aus die Kurve etwas ansteigt, bis sie die letale Temperaturzone erreicht und damit unreal wird (Fig. 244c). Eine Errechnung der Reziproken der Kurve ergibt, daß es sich um eine der Kettenlinie angenäherte Funktion handelt.

Gleiche Beziehungen zur Temperatur zeigen auch die anderen Teilvorgänge der Entwicklung im weitesten Sinn, die postembryonale Entwicklung mit allen ihren Phasen, die Reifung und das Altern der Imago; doch ist zu bemerken, daß selbst aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien einer Art sich hinsichtlich der Lage der Entwicklungsgrenzen und des Entwicklungsoptimums unterscheiden können (s. unten). Daß sogar die gleichzeitig ablaufenden Teilvorgänge der Entwicklung nicht in genau der gleichen Weise temperaturabhängig zu sein brauchen, geht daraus hervor, daß die Diapauseeier der nordamerikanischen Feldheuschrecke *Melanoplus* bei einer Zuchttemperatur von 10° (weniger deutlich bei 5° und 15°) partielle Entwicklung zeigen und deformierte Embryonen liefern.

Wo geordnete Bewegungen für den normalen Fortgang der Entwicklung nötig sind, bei den Häutungen z.B. oder beim Auskriechen aus dem Ei, beeinflußt die Temperatur in doppelter Hinsicht den Entwicklungsgang. Tiefe Temperaturen können, wenn sie auch

noch eine verlangsamte Entwicklung zulassen, unter Umständen die Bewegungen hemmen oder beeinträchtigen und so das Auskriechen oder die Häutung hintanhalten oder wenigstens verzögern. Häutungsfehler und durch sie veranlaßte Mißbildungen stellen sich nicht selten im Gefolge solcher Erscheinungen ein (s. S. 258, Fig. 151).

3.5.1.1.1.4.7. Der Einfluß der Temperatur auf die **Sterblichkeit** (Mortalität) gibt sich nicht allein darin kund, daß jede Insektenart nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen leben kann, daß also ein Absinken bzw. ein Steigen der Temperatur über diese Grenzen nach einiger Zeit den Kälte- bzw. Wärmetod hebeiführt, sondern auch darin, daß innerhalb dieser Grenzen die Lebensdauer weitgehend von der Temperatur abhängt.

Setzt man jeweils möglichst zahlreiche, normal bewegliche Imagines einer Insektenart ohne Nahrung bei sonst gleichen Bedingungen so lange verschiedenen, konstant bleibenden Temperaturen aus, bis 100%ige Mortalität erreicht ist, so erhält man bei Auswertung der Resultate eine Kurve, wie sie Fig. 246 a (---) darstellt. Das vitale Temperaturoptimum, d.h. die Temperaturzone, in der die geringste Sterblichkeit, die längste Lebensdauer zu verzeichnen ist, liegt um 0°, also auffallend tief. Bei noch niedrigeren Temperaturen nimmt die Sterblichkeit rasch zu bis zur unteren Vitalitätsgrenze, dem Punkt des schon bei kürzester Einwirkung erfolgenden Kältetodes. Bei höheren Temperaturen erfolgt eine ähnliche aber bedeutend weniger rapide Zunahme der Sterblichkeit bis zur oberen Vitalitätsgrenze. Wiederholt man den Versuch mit Tieren, denen dauernd die normale Nahrung zur Verfügung steht, so bleibt der Kurvenverlauf nur in den Temperaturzonen gleich, in denen Nahrungsaufnahme durch Eintritt von Kältestarre oder von Ruhelosigkeit bzw. Wärmerstarre unmöglich ist. Oberhalb der für das Hungertier optimalen Zone steigt die Kurve, die hier etwas geknickt sein kann, sehr stark an, um erst bei wesentlich höherer Temperatur wieder abzufallen (-----).

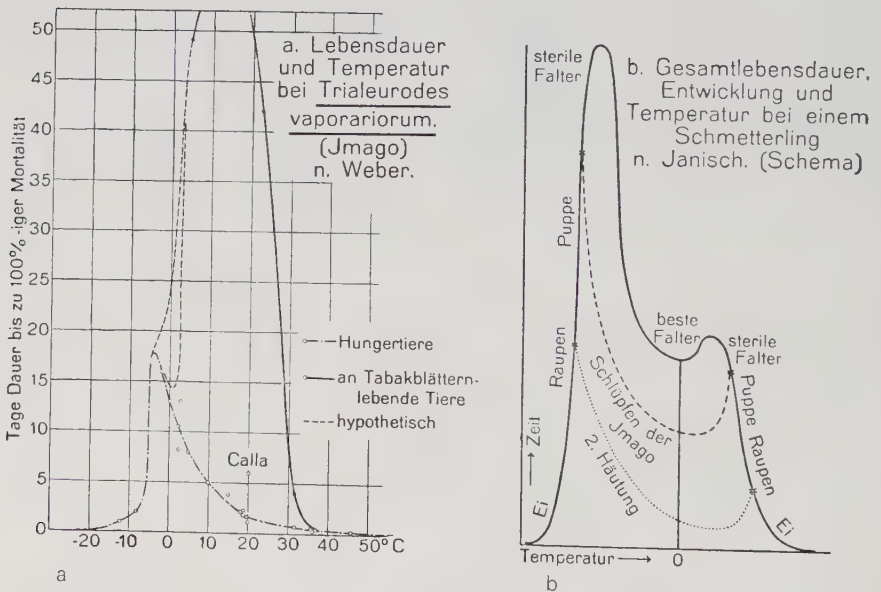


Fig. 246: Abhängigkeit der Lebensdauer von der Temperatur. Erklärung im Text.

Die Tatsache, daß das Vitalitätsoptimum beim ernährten Tier weit höher liegt als beim Hungertier, geht darauf zurück, daß die Steigerung des Stoffwechsels durch Temperaturerhöhung und die dadurch bedingte Steigerung des Nährstoffbedarfs beim Hungertier rasch zur Erschöpfung führen muß, während diese beim ernährten Tier durch Erhöhung der Nahrungszufuhr verzögert werden kann.

Daß auch beim ernährten Tier die Kurve oberhalb des Optimums rasch abfällt, ist zu einem guten Teil darauf zurückzuführen, daß hohe Temperaturen mit der Steigerung des Stoffwechsels auch eine Steigerung jener irreversiblen Vorgänge bewirken, welche selbst innerhalb optimaler Temperaturzonen zu Seneszenz und Alterstod führen und welche als Entwicklungserscheinungen von der Temperatur beeinflusst werden. Dazu kommen die Folgen ungenügenden Stoffnachschiebs in dem Sinn, daß die Atmungs- und Ernährungsorgane nicht imstande sind, den gesteigerten Sauerstoff- und Nahrungsbedarf zu decken, und daß die Wasserabgabe die Wasserzufuhr übersteigt. Erscheint demnach der **Wärmetod** bei höheren Temperaturen im wesentlichen als Stoffwechseltod, so kann sein Zustandekommen noch durch Versagen des Nervensystems und der von ihm abhängigen lebenswichtigen Effektoren (z.B. Herz) beschleunigt werden.

Jedenfalls kann man den Wärmetod so wenig als einfache Folge von Plasmagerinnung betrachten, wie man für den **Kältetod** einfach das Einfrieren der Körperflüssigkeit verantwortlich machen kann. Dieses wird allerdings vielfach durch Unterkühlung bei tiefer Temperatur hintangehalten, aber die Unterkühlung sowohl wie die schließlich doch einmal einsetzende Eisbildung hängen von zahlreichen Faktoren ab, von dem Wassergehalt des Körpers und damit von der Luftfeuchtigkeit der Umgebung, von dem wechselnden, auch vom Grad der vorhergehenden Abkühlung stark beeinflussten Verhältnis zwischen Wasser- und Fettgehalt des Körpers, von der Möglichkeit der Absorption des Wassers durch bestimmte Körpersubstanzen usw. Auch der Kältetod ist eine Folge von Änderungen, die bei kurzer Einwirkung der niederen Temperatur ausgeheilt werden können, bei längerem Bestehen aber irreversibel werden.

Die **Aktivität** hat am Zustandekommen der temperaturbedingten Sterblichkeit nicht nur dadurch Anteil, daß sie, durch die Temperatur gesteigert, die Beanspruchung der Stoffwechselorgane erhöht, sondern auch dadurch, daß Übersteigerung und Hemmung der Aktivität die Nahrungsaufnahme verhindern. Das ist der Grund, weshalb Tiere, denen Nahrung zur Verfügung steht, sich bei sehr tiefen und bei sehr hohen Temperaturen gleich verhalten wie Hungertiere. Die durch erhöhte Temperatur so außerordentlich rasch gesteigerte Sterblichkeit der Hungertiere ist übrigens z.T. dadurch zu erklären, daß Nahrungsreize fehlen und daß infolgedessen Richtungsbewegungen, Phototaxien u.a. sich ganz ungehemmt auswirken können.

Am kenntlichsten wird der Einfluß der Aktivität, wenn man zum Vergleich die Sterblichkeit unbeweglicher Entwicklungsstadien untersucht. Bei ihnen wird der Einfluß der Temperatur auf die Sterblichkeit erst in der Nähe der Entwicklungsgrenzen deutlich, zumal wenn es sich um Stadien handelt, die nicht zur Nahrungsaufnahme fähig, sondern darauf angewiesen und kraft ihrer Organisation dazu imstande sind, von aufgespeicherten Reservestoffen zu leben.

Der Einfluß der Temperatur auf die Mortalität tritt noch klarer hervor, wenn man nicht einzelne Entwicklungsstadien, sondern den Ablauf der Gesamtentwicklung ins Auge faßt. Man kann dann für jede Insektenart eine Kurve der **Lebenserwartung** aufstellen (Fig. 246b), die zeigt, daß nur in bestimmten Temperaturzonen überhaupt das Imaginalstadium erreicht werden kann und daß in darüber und darunter gelegenen Zonen (kritische Wärme- bzw. Kältezone) schon frühere Entwicklungsstadien den Temperaturtod erleiden. Innerhalb der Zone, die die Erlangung des Imaginalstadiums gestattet, kann man wieder ein Optimum (O) feststellen (**Vitalitäts-Entwicklungsoptimum**), in dem in kürzester Zeit normale Imagines entstehen. Je weiter man sich nach beiden Seiten von diesem Optimum entfernt,



um so stärker temperaturgeschädigt erscheinen die Imagines hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsfähigkeit; bei sehr hohen und sehr tiefen Temperaturen bleiben sie steril. Die Kurven, die die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur darstellen (----, ....), fügen sich, wie Figur 246 b zeigt, in die Hauptkurve ein.

3.5.1.1.4.8. **Wechselnde Temperaturen** sind nicht immer ungünstig; bei manchen Arten (Stabheuschrecke *Carausius*, Fliegenmaden) sogar innerhalb gewisser Grenzen ausgesprochen günstig für die Entwicklung, wenn auch nicht durchweg für die Vitalität. Aber auch die letztere kann durch Ausheilung temperaturbedingter Schäden nach Temperaturwechsel günstig beeinflusst werden. Günstig ist kurzdauernder Temperaturwechsel bei Insekten, die, bei Minustemperaturen eingewintert, durch eine nicht zu lange Erwärmung nicht aus der Winterruhe geweckt und sogar gegen spätere Fröste widerstandsfähiger werden. Bei denselben Arten, z.B. beim Erbsenkäfer (*Bruchus pisorum*), wachen dagegen Tiere, die bei Plus-temperaturen eingewintert wurden, auch bei kurzdauernder Wärmeeinwirkung auf und bei nachfolgendem Frost kommt es zu einem Massensterben.

#### 3.5.1.1.2. *Feuchtigkeit*

Für die typischen, terrestrischen Insekten mit ihrer im Verhältnis zu ihrer Masse außerordentlich großen Oberfläche ist, wie für kleine Landtiere überhaupt, die Sicherung des Wasserhaushalts eine zentrale Lebensfrage. Die **Luftfeuchtigkeit** ist daher neben der Temperatur der wichtigste abiotische Außenfaktor, da Wasserverluste hauptsächlich durch Verdunstung eintreten und da deren Ausmaß vom Sättigungsdefizit der umgebenden Luft, damit aber auch von der Temperatur abhängt (Luftfeuchtigkeit als richtender Reiz s. S. 117 und S. 524).

3.5.1.1.2.1. Die kombinierte Einwirkung der **Temperatur und Luftfeuchtigkeit** auf das Insekt zeigt sich am besten an ihrem Einfluß auf die Sterblichkeit, die von Stadium zu Stadium und von Art zu Art verschieden ist. Für jedes Stadium kann man diese Abhängigkeit im Sinne von Fig. 247 in einem Mortalitätsdiagramm darstellen, indem man auf die Abszisse die Temperatur, auf die Ordinate die relative Luftfeuchtigkeit abträgt und für jede T-F-Konstellation die Sterblichkeit in Prozent einsetzt. Man kommt so, indem man die Orte gleicher Prozentzahlen verbindet, zu Kurven, die sich um ein Zentrum scharen, welches man als vitales Optimum der Temperatur und Feuchtigkeit oder als T-F-Vitalitäts-optimum bezeichnen kann. Zeichnet man nicht die Prozentzahl der in irgendeiner Zeiteinheit gestorbenen Tiere ein, sondern die Prozentzahl der Individuen des untersuchten Stadiums, die durch Absterben verhindert wurden, das folgende Stadium (in Fig. 247 das Imaginalstadium) zu erreichen, so erfaßt man in dem Zentrum sogar das **T-F-Vitalitätsentwicklungsoptimum**, wenn auch nur für das einzelne Stadium. Die Abhängigkeit der Entwicklung von der Luftfeuchtigkeit läßt sich für sich allein an dem Einfluß der letzteren auf die Entwicklungsdauer bei konstanter Temperatur ablesen: Eier des Blattrandkäfers *Sitona lineatus* entwickeln sich bei 20°C und 100% Luftfeuchtigkeit in 10<sup>1/2</sup>, bei 20° und 62% in 21 Tagen und unter 62% überhaupt nicht, und bei den Puppen des Japankäfers *Popillia japonica* gibt es ganz entsprechende Abhängigkeiten.

3.5.1.1.2.2. Die Ursachen dieser Erscheinungen ergeben sich aus einer näheren Betrachtung des **Wasserhaushalts** der Insekten, der in der Wahrung des Gleichgewichts zwischen Wassergewinn und -verlust besteht, in einem gewissen, allerdings, durchaus nicht immer stabilen Wassergehalt des Körpers zum Ausdruck kommt und bei den verschiedenen Arten und Stadien verschieden sein kann.

3.5.1.1.2.2.1. Der **Anteil des nicht chemisch gebundenen Wassers am Körpergewicht** schwankt zwischen 45 und 92%. Er ist besonders niedrig bei Imagines mit

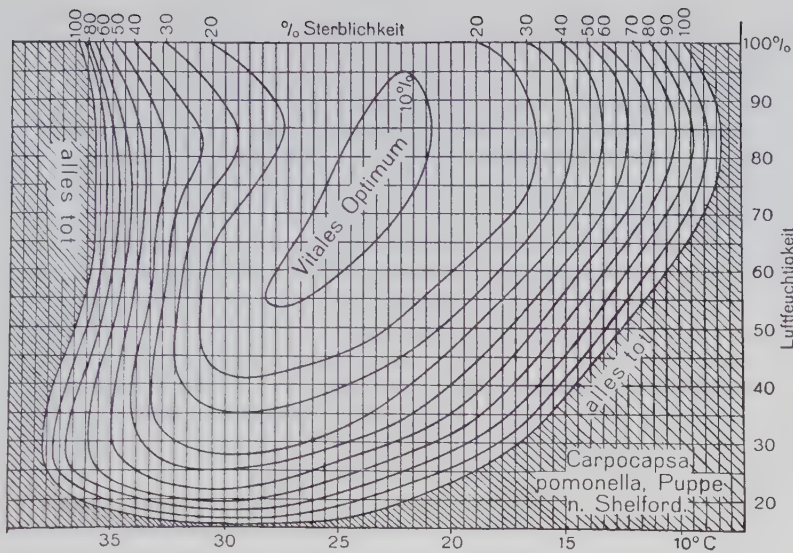


Fig. 247: Mortalitätsdiagramm für die Puppen des Apfelwicklers *Laspeyresia pomonella* L. Erklärung im Text.

relativ schwerer Panzerung (46–47% beim Kornkäfer *Sitophilus granarius*), besonders hoch bei weichhäutigen Larven (90 bis 92% bei der Saturnidenraupe *Telea polyphemus*). Bis zu einem gewissen Grad hängt der Wassergehalt von der Menge des vorhandenen Fetts ab, aktive Larven der Pappatacimücke *Phlebotomus papatasi*, bei denen der Fettanteil des Trockengewichts 5% beträgt, enthalten 65–70%, überwinternde Larven mit 15% Fettanteil nur 52–56% Wasser. Bei der überwinternden Imago des Erbsenkäfers *Bruchus pisorum* und der Raupe des Apfelwicklers (*Laspeyresia pomonella*) zeigten genauere Untersuchungen, daß «Überwinterung» in dieser Hinsicht Verschiedenes bedeuten kann, je nachdem, ob die Einwinterungstemperaturen über oder unter 0° liegen. Die Gewichtsverminderung, die mit dem Einsetzen kühler Temperaturen beginnt, geht bei + 3° bis + 11° auf Kosten des Körperfetts, bei – 4° bis – 11° auf Kosten der Körperflüssigkeit, der Fettstoffwechsel sinkt hier auf ein Minimum, die Wasserabgabe durch Atmung hört auf, doch bleibt die Transpiration an der Körperoberfläche erhalten und führt zu einer allmählichen Entwässerung, die bei den Tieren ausbleibt, welche bei Plus-temperaturen überwintern. Diese zeigen sogar eine Hebung des Wassergehalts annähernd bis zu dem Spiegel, der im aktiven Leben festzustellen ist. Allgemein läßt sich sagen, daß ruhende Stadien, Puppen, Latenzstadien und Stadien in Winterruhe auch unabhängig vom Fettgehalt einen geringeren Wassergehalt haben als aktive, wachsende Larven; beim Japankäfer *Popillia japonica* enthält die Larve 78–81%, die Puppe 74% Wasser, die Imago mit ihrer starken Panzerung nur etwa 66%. Sinkt der Wassergehalt unter eine für die einzelnen Arten und Stadien verschiedene Grenze, so geht das Tier zugrunde. Bei Larven von Japan-, Kartoffel- und Mehlkäfer sowie bei den Raupen der Mehlmotte und bei der Raubwanze *Rhodnius*

liegt diese Grenze etwa bei 60%, bei der Termite *Zootermopsis* höher, etwa bei 68%, bei der Kleidermottenraupe, deren normaler Wassergehalt bei etwa 59% liegt, beträchtlich tiefer.

**3.5.1.1.2.2.2. Wassergewinn.** Wasser kann getrunken oder mit der Nahrung, auch chemisch gebunden, oder schließlich durch die Körperdecke aufgenommen werden. Bei Formen, die in ständig feuchtem Medium leben oder freien Zugang zu Wasser bzw. wasserhaltiger Nahrung haben, bedeutet die Aufrechterhaltung des Wasserhaushalts keine Schwierigkeit. Die zahlreichen frei auf dem Lande oder im trockenen Medium von trockener Kost lebenden oder zeitweise zum Hungern gezwungenen Formen (z. B. nichtstationäre Blutsauger) sind in trockener Luft gezwungen, das bei der Oxydation der Nahrungsstoffe freiwerdende Wasser, das Stoffwechselwasser, zur Erhaltung des Wassergehalts der Gewebe zu verwenden und unter Umständen zu diesem Zweck Fett zu verbrennen. Der Fettkörper kann demnach auch als Wasserspeicher, nicht nur als Baustoffspeicher, betrachtet werden und das Wachstum, wie die Entwicklung überhaupt, geht in trockener Luft langsamer vor sich als in feuchter, da die zur Verfügung stehenden Nahrungsstoffe mehr zur Wassererzeugung als zum Aufbau von Körpersubstanz gebraucht werden, auch wenn bei niedriger Luftfeuchtigkeit die Fraßmenge, berechnet auf eine gegebene Einheit des Körpergewichts, größer wird als bei hoher Feuchtigkeit (nachgewiesen für *Dermestes*-, *Tribolium*- und *Ephestia*-Larven). Unter der Annahme, daß alles in der Nahrung enthaltene Wasser vom Insekt wirklich ausgenützt wird, ist berechnet worden, daß von dem Wasser, das die bei 5% Luftfeuchtigkeit gezüchtete Mehlmottenraupe aufnimmt, nicht mehr als 7,6% in den Falter übergeht, wenigstens 92,4% sind Stoffwechselwasser. Daß und wie das Ei Wasser durch die Schale hindurch aufnehmen kann, wurde schon auf S. 200 auseinandergesetzt. Auch andere Entwicklungsstadien können, nicht nur aus nassen Medien, sondern auch aus dampfgesättigter Atmosphäre, Wasser durch die Haut aufnehmen und dabei bedeutend an Gewicht zunehmen (für die Larve des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*, die Feldheuschrecke *Chorthophaga viridifasciata* und die Staublaus *Liposcelis* nachgewiesen).

Von *Liposcelis rufus* kann bis zu einer relat. Luftf. von 58% noch Wasser aus der Luft absorbiert werden. Unter diesem kritischen Feuchtigkeitsgleichgewichtspunkt wird Wasser in die trockenere Luft transpiriert. Dabei geht die Wasseraufnahme über 58% rel. Luftf. 38mal rascher vor sich als die Wasserabgabe in der trockeneren Luft. Ausgetrocknete Tiere nehmen in allen Luftfeuchtigkeitsstufen über 58% so lang Wasser auf, bis sie einen gewissen bestimmten Wassergehalt erreicht haben, den sie unabhängig von den Feuchtigkeitsschwankungen ihrer Umgebung oberhalb des kritischen Punktes beibehalten. Dieser kritische Punkt ist artspezifisch, so liegt er bei *Liposcelis bostrychophilus* näher bei 60% und bei *L. knullei* bei 70%. Die Wasseraufnahme aus der Luft ist ein überraschendes Phaenomen, das sich nicht rein physikalisch als Diffusionsprozeß erklären läßt. Der Organismus muß dabei ein erhebliches Gefälle der Wasseraktivität überwinden, das einem osmotischen Druck von etwa 700 Atm entspricht. Damit von dem ausgetrockneten Weibchen von *L. rufus* die festgestellten 26  $\mu\text{g}$  Wasser aus einer Luft mit 60% rel. Luftf. in seine Haemolympe mit 99% Wassergehalt aufgenommen werden kann, muß es bei 25°C eine Mindestenergie von  $4,3 \times 10^{-4}$  Kalorien aufwenden. Über den Mechanismus der Wasseraufnahme ist noch nichts bekannt.

**3.5.1.1.2.2.3. Wasserverluste** können durch Verdunstung (Transpiration) an der Körperoberfläche, bei der Atmung, der Defäkation und der Exkretion um so eher



eintreten, je höher die Außentemperatur ist. Sie werden bei Formen, deren Wasserhaushalt gefährdet ist, auf das mögliche Mindestmaß herabgesetzt:

α) Die Einschränkung der Transpiration an der Körperoberfläche ist die wichtigste Leistung der Kutikula. Die dabei vorzüglich wirksame Kutikularlage ist die Wachsschicht der Epikutikula (S. 20). Wird sie durch Einstäuben mit fein gepulverten, harten, chemisch nicht wirksamen Substanzen, z.B. mit Aluminium- oder Kieselsäurestaub, beschädigt, so geht das Versuchstier in trockener Luft binnen kurzem durch Austrocknung ein. In feuchter Luft kann die Wachsschicht als Sekret der Önozyten durch die Porenkanäle erneuert werden (S. 165). Auch beim Aufenthalt im Boden wird die Wachsschicht mechanisch beschädigt: Drahtwürmer (*Agriotes*-Larven), die im Boden gehalten wurden, sind viel empfindlicher gegen Austrocknung als frei gezüchtete. Die Undurchlässigkeit der unbeschädigten Wachsschicht hängt weitgehend von der Temperatur ab: für jede Insektenart gibt es eine bestimmte kritische Temperatur, die 5–10° unter dem Schmelzpunkt des selbst bei den einzelnen Stadien einer Art verschieden zusammengesetzten Waxes gelegen ist und offenbar eine Umordnung der bei niedrigerer Temperatur dicht gepackt liegenden Wachsmoleküle und damit ein plötzliches Anwachsen der Transpiration herbeiführt. Die kritische Temperatur schwankt nachweislich von 31° bei der Küchenschabe (*Blatta orientalis*) bis 57° bei der *Rhodnius*-Larve, ist bei Insekten mit trockenem Aufenthaltsort höher als bei Formen, für die Wasserverluste weniger bedrohlich sind, und kann auch bei verschiedenen Stadien einer Art sehr ungleich sein. Bei der Raupe von *Pieris* liegt sie z.B. bei 37°, bei der Puppe bei 58°, entsprechend der Tatsache, daß für die Weißlingsraupe mit ihrer wasserreichen Kost Wasserverluste viel weniger gefährlich sind als bei der nicht zur Nahrungsaufnahme fähigen freihängenden Puppe.

β) Wasserverluste bei der Atmung werden dadurch möglichst vermieden, daß die Stigmen nur so weit und so lange geöffnet werden, wie unumgänglich nötig. Da Erhöhung des Stoffwechsels erhöhten Sauerstoffbedarf herbeiführt und da hoher CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft gleichfalls die Atmungsintensität heraufsetzt (S. 152), trocknen aktive, bewegliche Stadien, besonders bei hohen stoffwechsel- und aktivitätsfördernden Temperaturen unverhältnismäßig viel schneller aus als Eier, Puppen- und Latenzstadien, und in CO<sub>2</sub>-reicher Luft oder gar in reinem CO<sub>2</sub> geschieht die Austrocknung besonders schnell.

γ) Wasserverluste bei der Defäkation und Exkretion können dadurch begrenzt werden, daß das Wasser, das zur Ausschwemmung der nichtlöslichen Exkrete (S. 101) aus den Malpighigefäßen gebraucht wird, zusammen mit dem in den Nahrungsresten enthaltenen Wasser durch das Rectum resorbiert wird. Die Rectalpapillen, die bei vielen Formen vorkommen (S. 97), spielen dabei offenbar eine ebenso wichtige Rolle wie der Anschluß der Endteile der Malpighigefäße an die Rectalwand, die Cryptonephrie (S. 102), die z.B. bei Käfer- und anderen Larven mit sehr trockener Kost, beim Ameisenlöwen mit seiner extrem trockenen Wohnstätte (S. 420) und bei Formen vorkommt, die zu längerem Hungern in trockener Umgebung gezwungen sein können (*Triungulinus*-Larven von *Meloiden*). Wasserüberschuß im Körper wird durch erhöhte Tätigkeit der Malpighigefäße ausgeglichen, deren Wasserausscheidung dabei erstaunlich hoch werden und z.B. bei der Tsetsefliege *Glossina* 70% des Körpergewichts in einer Stunde erreichen kann.

3.5.1.1.2.2.4. Derartige Formen bilden Beispiele für die Tatsache, daß bei den Insekten eine **Regulation des Wasserhaushalts** viel weiter verbreitet ist, als eine Temperaturregulation.

Wenn z.B. bei der Kleidermottenraupe oder beim Mehlwurm im Kot keine Spur von Wasser enthalten ist, wenn der Mehlwurm seinen Wassergehalt selbst als Hungertier in vollkommen trockener Luft einen Monat lang unverändert aufrechterhalten kann, wenn die Sommerlarven der Ahornblattläuse *Periphyllus* und *Chaetophoria* (Fig. 254) wochenlang ohne Nahrungsaufnahme aushalten, wenn die Eier gewisser Collembolen und Acrididen sogar jahrelang eine völlige Austrocknung überstehen und nach Befeuchtung wieder auf-

leben können, so äußert sich darin eine extreme Fähigkeit zur Pufferung der Schwankungen des untersuchten Außenfaktors, die auf verschiedenen, teils oben unter 3.5.1.1.2.2.2. und 3.5.1.1.2.2.3.7, teils auf S. 516 erwähnten Einrichtungen beruht und nicht ohne Rückwirkung auf die Temperaturabhängigkeit bleibt. Für das Verständnis des Zustandekommens der Diapausen bei Latenzstadien (S. 519) ist die Rückwirkung von besonderer Bedeutung. Das entgegengesetzte Extrem bilden Formen wie die Elefantenlaus, die vom Wirt und damit von der Nahrungs- und Wasserquelle entfernt, bei 20° und hoher Luftfeuchtigkeit innerhalb weniger Stunden eingeht und dabei so einschrumpft, daß nur Wasserverlust die Ursache des schnellen Todes sein kann. Übergänge zwischen den Extremen gibt es in großer Zahl, bei der Bettwanze treten Wasserverluste bei jedem Grad von Luftfeuchtigkeit bis zu annähernd 100% ein, und trotzdem kann das Tier lange Hungerperioden überstehen. Larven und Imagines der Feldheuschrecke *Chortophaga viridifasciata* leben bei einer bestimmten Temperatur gleich lang, wie hoch oder niedrig die Luftfeuchtigkeit sein mag und verhungern schließlich.

3.5.1.1.3. Das **Licht**, das für die Raumorientierung als richtender Reiz besonders wichtig ist, beeinflußt auch die Aktivität erheblich, wenn auch in einer bei den einzelnen Arten sehr verschiedenen Weise und ist daher für das Zustandekommen aller Instinkthandlungen, insbesondere der Nahrungssuche, der Paarung, der Eiablage usw. von größter Bedeutung. Maßgebend ist dabei vielfach die Lichtintensität (Schwarmflüge bei Ephemeropteren), verschiedenfarbiges Licht kann, wie überhaupt bei den Lichtwirkungen, ungleichen Einfluß haben. Schädigende Wirkungen ultravioletter Strahlen, die schon durch dickere Kutikularschichten ohne Pigmentierung abgeschirmt werden, sind auch bei dünnhäutigen Formen durch die Pigmentierung ausgeschaltet, die nur bei versteckt oder nächtlich lebenden Arten (Termiten) und Stadien (viele Larven und exarate Puppen), bei Höhleninsekten u. a., aber auch bei ihnen nur an nichtsklerotisierten Kutikularstellen, ganz fehlt. Die Bedeutung des polarisierten Himmelslichts für die Orientierung wurde auf S. 127 schon erwähnt.

Von besonderer Bedeutung ist die Dauer der täglichen Beleuchtung, also der rhythmische Wechsel von Licht und Dunkelheit (Photoperiode) für die Entwicklung der Insekten. Sie kann sich sowohl auf ihre Geschwindigkeit als auch auf die Ausbildung von Größe, Form und Färbung auswirken. Wie weit die Photoperiode einen unmittelbaren Einfluß auf das Entwicklungstempo ausübt, ist noch nicht klar bewiesen. Sie ist aber neben der Temperatur ein entscheidender Faktor bei der Auslösung, Induktion oder Steuerung der in den Lauf der Entwicklung häufig eingeschalteten Zeit einer relativen Stoffwechsel- und Entwicklungsruhe, einer Dormanz, wodurch sehr viele Insekten mehr oder weniger ausgedehnte Zeiten ungünstiger Umweltbedingungen (Kälte, Hitze, Dürre, Wasser- und Nahrungsmangel) überwinden und einige Arten auch klimatisch sehr verschiedene Gebiete besiedeln können (z.B. die Ampfereule *Pharetra ramicis* sowohl die Subtropen am Schwarzen Meer als auch die subarktischen Gebiete um Leningrad). Die Dormanz, die in allen Entwicklungsstufen auftreten kann (im Imagostadium häufig nur auf die Gonaden beschränkt), tritt in verschiedenen Formen als Quieszenz, Parapause und Diapause in Erscheinung (siehe S. 519). Dadurch wird der Voltinismus einer Art bestimmt, d.h. wieviele Generationen in einem Jahr ausgebildet werden. Arten ohne Dormanz, bei denen die Generationen ungehemmt aufeinander folgen können, sind polyvoltin, Arten, die in Abhängigkeit von den wechselnden Jahreszeiten nur eine Generation im Jahr haben, sind monovoltin, andere mit 2 oder 3 Generationen im Jahr bi- oder trivoltin.

### 3.5.1.1.3.1. Wirkung der Photoperiode auf die Entwicklung (Entstehung des Saisondimorphismus).

Durch die tiefgreifende und langdauernde Umstellung des Stoffwechsels durch die Diapause werden bei bi- oder polyvoltinen Arten bei der diapausierenden Generation in einigen Fällen starke morphologische Veränderungen hervorgerufen, wodurch sie sich vorwiegend in der Färbung, aber auch in Strukturen von den nicht diapausierenden Generationen unterscheidet, weshalb sie für verschiedene Arten gehalten wurden (Saisonpolymorphismus bzw. Saisondimorphismus). Das zu den Scheckenfaltern (Nymphalidae) gehörende Landkärtchen *Araschnia levana* hat eine rotbraun und schwarzweiß gescheckte Frühjahrsform (gen. vern. *levana*) und eine schwarzbraune mit gelblich weißen Binden gezeichnete Sommerform (gen. aest. *prorsa*). Letztere entsteht aus Raupen, die in einer Zeit mit Langtagen, an denen es mehr als 16 Stunden hell war, aufgewachsen sind. Bei Kurztageinwirkung, wenn weniger als 16 Stunden am Tag hell sind, entsteht die Frühjahrsform (Fig. 248 links). Durch Langtag kann man experimentell eine ununterbrochene, rasche Folge von *prorsa*-Formen (Fig. 248 Mitte) und umgekehrt durch Kurztag eine solche von *levana*-Formen erzielen, die allerdings infolge der nötigen Diapause langsamer aufeinander folgen (Fig. 248 rechts). Auch fast alle anderen untersuchten Saisondimorphismen konnten als Folgen photoperiodisch induzierter Diapause-Nichtdiapause-Mechanismen erkannt werden. In ähnlicher Weise erfolgt auch die Induktion der viviparen bzw. oviparen Morphen der meisten holozyklischen Blattläuse.

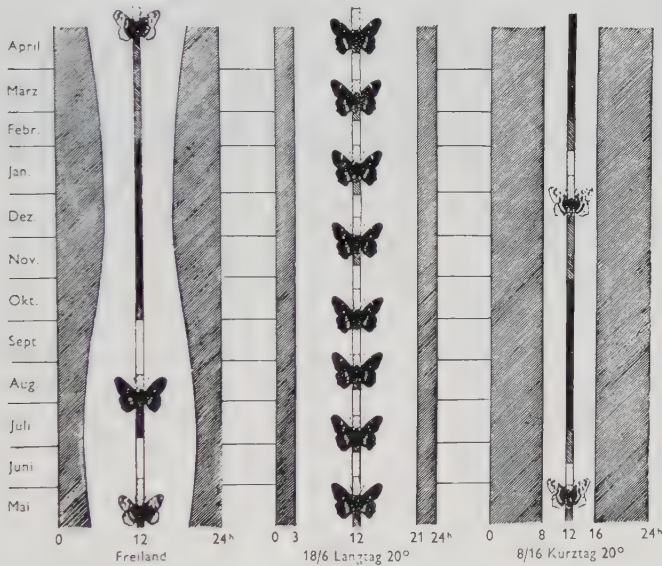


Fig. 248: Der Einfluß der Tageslänge auf die Entwicklung der saisondimorphen Generationen (*prorsa* = dunkel, *levana* = hell) des Landkärtchens *Araschnia levana*. Links unter natürlichen photoperiodischen Verhältnissen, Mitte unter Dauerlangtag (18 Stunden Licht am Tag) und rechts unter Dauerkurztag (8 Stunden Licht am Tag) im Laufe eines Jahres. Punktiert = Eizeit, weiß = Raupenzeit, schraffiert = Puppenzeit, schwarz = Puppendiapause. (Nach H. J. MÜLLER 1960).



So entstehen unter Langtagbedingungen (mehr als 15–16 Stunden Licht am Tag) bei der Bohnenblattlaus *Aphis fabae* parthenogenetische Virginoparengenerationen. Im Herbst wird durch die Verkürzung der Tageslänge die Ausbildung der Sexuparen- bzw. Oviparengeneration ausgelöst, die schließlich diapausierende Eier legen. Im Frühjahr wird dieser Mechanismus allerdings erst nach Ablauf eines bestimmten Zeitintervalls einige Generationen nach der Fundatrix wirksam, weshalb trotz Kurztag virginopare Generationen auftreten. Durch Dauerlangtag kann die bisexuelle Fortpflanzung ausgeschaltet und unbegrenzt Parthenogenese hervorgerufen werden. (Die Bildung von geflügelten und ungeflügelten Virginoparen wird dagegen durch die Ernährungsverhältnisse und die Siedlungsdichte gesteuert.)

Daß es auch einen photoperiodisch induzierten Saisondimorphismus ohne Diapause gibt, wurde an der potentiell polyvoltinen, in Mitteleuropa bivoltinen Zwergzikade *Euscelis plebejus* entdeckt. Hier erzielt Langtag mit mehr als 16 Stunden Licht die isometrisch größere, schwächer pigmentierte, langflügelige Sommerform (*plebejus*) mit einer allometrisch zu breiten Loben und Dornen vergrößerten Aedeagusspitze. Bei Einwirkung von Kurztag (8 Stunden Licht am Tag) während der photoperiodisch sensiblen Larvalentwicklung entsteht die kleinere, oft kurzflügelige, dunklere Frühjahrsform (*incisus*) mit einem viel schmäleren und schwach profilierten Aedeagus (Fig. 249). Auch hier können durch konstante Tageslängen ununterbrochene Folgen jeder der beiden Formen und bei wechselnden Tageslängen je nach Einwirkungszeit alle Übergangsformen künstlich erzielt werden.

3.5.1.1.3.2. Wirkung der Photoperiode auf die Aktivität (Entstehung des physiologischen Farbwechsels).

Die Lichtintensität spielt als Auslöser der Aktivität der Insekten eine große Rolle. Jeder Käfer- und Schmetterlingssammler weiß, daß viele Arten zu bestimmten Zeiten, etwa in der Dämmerung, fliegen, aber auch daß diese Flugzeiten durch den Grad der Bewölkung des Himmels etwas verschoben werden können, also offensichtlich von der Lichtintensität abhängen. Ihre Wirkung ist artspezifisch und oft auch für die einzelnen Aktivitätsformen derselben Art verschieden. So können bei den einen Arten die Aktivitätsmaxima für Nahrungsaufnahme, Begattung und Eiablage zeitlich zusammenfallen (z.B. beim Bekreuzten Traubenwickler *Lobesia botrana* in die Abend- und frühen Nachtstunden) oder in ganz verschiedenen Tageszeiten liegen (Einbindiger Traubenwickler *Eupoecilia ambiguella*) (Fig. 250). Doch können auch andere Faktoren exo- und endogener Natur bestimmend oder mitbestimmend für diese Tagesrhythmen sein (siehe unten). Man kann die Lichtintensität nur dann dafür verantwortlich machen, wenn der experimentelle Nachweis dafür vorliegt. So findet z.B. das abendliche Schwärmen der Tropischen Hausstechmücke *Culex pipiens fatigans* normalerweise zwischen 4 und 40 lx statt und kann künstlich durch entsprechende Beleuchtung jederzeit ausgelöst und übernormal verlängert werden. Auch bei vielen Nachtfliegern unter den Käfern (Malkäfer, Mistkäfer, Hirschkäfer) und Schmetterlingen kann man Flugaktivität in gleicher Weise experimentell auslösen. Andererseits verlangen die Tagflieger Sonnenschein und hohe Lichtintensität. Manche Großlibellen jagen nur im hellen Sonnenschein. Sobald nur eine Wolke vor die Sonne tritt, stellen sie augenblicklich ihren Flug ein. Der Blattrandkäfer *Sitona cylindricollis* fliegt nur bei Lichtintensitäten über 30000 lx, vorausgesetzt, daß die übrigen Flugbedingungen (Temperatur über 20°C) erfüllt sind.

Die Stabheuschrecke *Carausius morosus* ist besonders stark von der Lichtintensität abhängig. Sie ist ein nächtliches Tier und fällt schon bei Helligkeiten

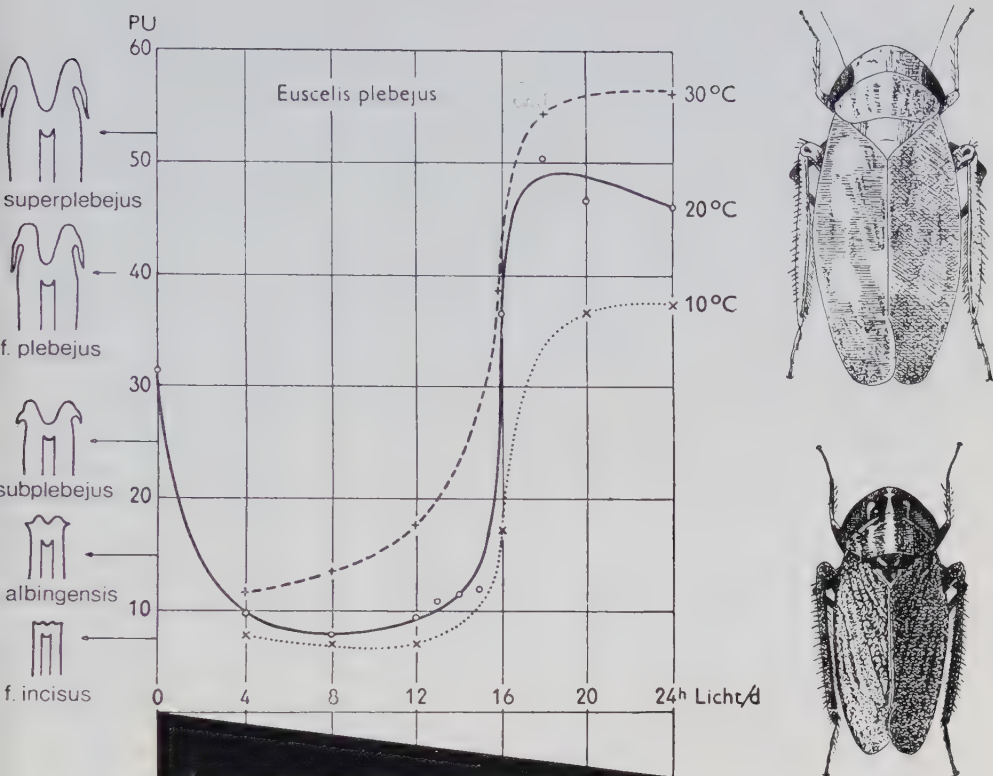
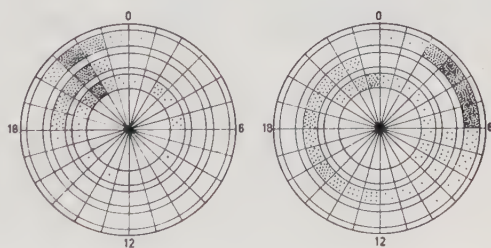


Fig. 249: Ausbildung der saisondimorphen Formen der Zwergzikade *Euscelis plebejus* im Laboratorium unter Einwirkung von Kurz- und Langtag bei 3 verschiedenen Temperaturen.

Oben links Habitusbild der unter Langtageinwirkung (16 Stunden Licht am Tag) entstandenen Sommer-(*plebejus*-)Form, darunter der unter Kurtageinwirkung (8 Stunden Licht am Tag) entstandenen Frühjahrs-(*incisus*-)Form. Vor dem Diagramm der photoperiodischen Wirkungskurven. Ordinate: PU = 0,015 mm, Abszisse: Lichtstunden am Tag. PU = Penisumfang. (Nach H. J. MÜLLER, Habitusbilder nach W. WAGNER).

Fig. 250: Verteilung der Aktivitätszeiten für Begattung (äußerer Ring), Eiablage (mittlerer Ring) und Anflug zur Nahrung (innerer Ring) am Tag bei den Traubenwicklern a *Lobesia botrana* und b *Eupoecilia ambiguella*. (Nach Görz 1949).



über 5–7 lx in einen kataleptischen Starrezustand, worin sie den ganzen Tag über bleibt. Erst bei Sinken der Lichtintensität auf 2–3 lx erreicht sie ihre volle Beweglichkeit wieder. Gleichzeitig ist damit ein physiologischer Farbwechsel verbunden, der auf einer Verlagerung des sepiabraunen und gelbroten Pigments in den Epidermiszellen beruht. Ersteres liegt am Tag zusammengeballt an der Basis der Zellen und letzteres konzentriert sich distal um die Zellkerne (Fig. 251a). In der Nacht breiten sich beide Pigmente als eine einheitliche Schicht an der Distalseite der Zellen (Fig. 251b), wodurch es zu einer Verdunkelung der Allgemeinfärbung der Stabheuschrecke kommt, die bei Belichtung aufgehoben wird, indem sich die beiden Farbstoffe wieder an ihre Ausgangsstelle zurückziehen. Dieser Rhythmus wird auch bei ständiger Dunkelhaltung einige Wochen lang beibehalten, bis sich allmählich die Dauer der Hellfärbung verkürzt und schließlich dauernder Dunkel-färbung Platz macht. Es genügt dann schon eine kurze Belichtung um den alten Rhythmus wieder aufleben zu lassen. Bei Dauerbelichtung tritt eine dauernde Hellfärbung meist rascher auf, weil die Belichtung die Expansion der Pigments verhindert. Durch Verdunklung bei Tag und Belichtung bei Nacht kann nach einiger Zeit eine Umkehr des Rhythmus erzielt werden, die auch in konstanter Dunkelheit eine kurze Zeit bestehen bleibt. Aus diesem Beispiel ist zu ersehen, daß die Tagesrhythmik nicht nur von der Beleuchtung abhängt, sondern auf eine endogene Rhythmik zurückzuführen ist, deren Phasenlänge durch die photoperiodischen Reize gesteuert wird. Tatsächlich hat man auch bei vielen anderen Insekten das Vorhandensein arteigener, von der 24 Stunden-Rhythmik der Umweltfaktoren unabhängiger, im wesentlichen durch die Erdrotation bedingter endogener Oszillationen ihrer Lebensäußerungen festgestellt, deren Periodenlänge normalerweise zwischen 23 und 26 Stunden schwanken (circadiane Rhythmen). Sie werden durch die photoperiodischen Reize mit der tagesperiodischen Rhythmik synchronisiert, wodurch die wichtigen Lebensvorgänge (Schlüpfen aus Eiern und Puppen, Schwarmflüge zum Auffinden der Geschlechter, Eiablage, Nahrungsaufnahme) in den für sie günstigen Zeiten stattfinden.

Diese Synchronisierung erfolgt mit Hilfe der endokrinen Neurohormone  $C_1$  und  $D_1$ , die stets gemeinsam und parallel auftreten und in ihrer jeweiligen Konzentration die Verdunklung oder Aufhellung der Körperfarbe bewirken. Das Neurohormon  $C_1$  wird im deuto- und tritocerebralen Gehirnabschnitt und das Neuro-



Fig. 251: Schematische Schnitte durch die Epidermis der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. a Pigment in Hell- oder Tagesstellung, b in Dunkel- oder Nachtstellung.

b = grobkörniges sepiabraunes Pigment, c = Kutikula, g = gelbes Pigment, gr = grünes Pigment, K = Zellkern, O = gelb-rotes Pigment. (Nach SCHLEIP & GIERBERG aus BEIER 1957).



hormon  $D_1$  in der Pars intercerebralis des Protocerebrums gebildet. Das Oberschlundganglion schüttet sie – wahrscheinlich über die Schlundkonnective – in der Nacht aus, wodurch ihr Gehalt in der Haemolymph stark ansteigt und die Verdunklung bewirkt. Unterschlundganglion und Bauchmark speichern sie dagegen in der Nacht und schütten sie in geringerer Konzentration am Tag aus, wo der Neurohormongehalt der Haemolymph wohl auch infolge der Wirkung von Abbau-systemen der Nachtausschüttung sehr niedrig ist und dadurch die Hellfärbung herbeiführt (Fig. 252). Bei künstlicher Änderung der Photoperiode reagiert das Oberschlundganglion durch Einstellung seiner Rhythmik, während Unterschlundganglion und Bauchganglion ihren ererbten Rhythmus beibehalten. Es wird daher der Farbwechsel trotz des Fehlens der photoperiodischen Reize noch beibehalten. Erst bei längerer Unterbrechung des Beleuchtungswechsels kehrt das Oberschlundganglion durch verstärkte Eigenrhythmik die Rhythmik von Unterschlundganglion und Bauchmark um. Es stimmt also den ererbten Rhythmus (physiologische Uhr) immer wieder auf Außeneinflüsse ab. Kompliziert werden diese Verhältnisse noch durch den Hormongehalt in den Corpora cardiaca und Corpora allata, der nicht der Tagesperiodik folgt, aber durch Umwelteinflüsse beeinflusst wird und offenbar einen Jahresrhythmus zeigt, und einen Eigenrhythmus der Epidermis, die nur nachts auf den Verdunklungsfaktor reagiert.

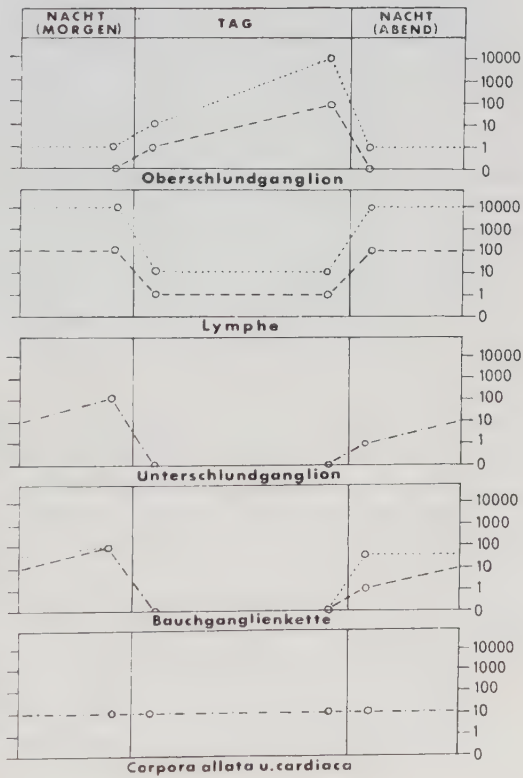


Fig. 252: Rhythmik der Neurohormone  $C_1$  und  $D_1$  in Haemolymph und Nervensystem von *Carausius morosus* beim normalen Tagesablauf. Ordinate: biologische Einheiten der Neurohormone, Abszisse: Tagesablauf von 0 bis 24 Uhr, ..... Neurohormon  $D_1$ , ---- Neurohormon  $C_1$ . (Nach MOTHES 1960). Die Aktivität von Neurohormon  $D_1$  ist im Oberschlundganglion wesentlich (etwa 100fach) höher als die von Neurohormon  $C_1$ . Im Unterschlundganglion und Bauchmark dagegen sind beide fast gleich.

#### 3.5.1.1.4. Weitere auf eines oder zwei Medien beschränkte abiotische Faktoren

##### 3.5.1.1.4.1. Was für die Landinsekten die Luftfeuchtigkeit, das ist, mutatis mutandis, für die Wasserinsekten und die Bewohner nasser Medien der Salzgehalt des Mediums.

Die Bedeutung dieses Faktors geht schon daraus hervor, daß nur wenige Süßwasserinsekten in Brackwasser hinüberwechseln können, daß ausgesprochene Brackwasserformen wenig zahlreich, marine, untergetaucht lebende Insekten sehr selten sind (manche Chironomiden und andere Dipteren, ausschließlich Küstenbewohner) und daß auch in anderen Salzgewässern die Zahl der darin heimischen Insektenarten sehr gering bleibt. Handelt es sich in diesen Fällen darum, den Körper vor Wasserverlust zu bewahren, die durch den gegenüber dem Medium geringeren Salzgehalt des Bluts eintreten könnten, so liegt der Fall bei Süßwasserinsekten normalerweise umgekehrt: der Chloridionengehalt der Körperflüssigkeit ist größer als der des Mediums, und es ist nötig, den Körper vor Ionenverlusten zu bewahren. Imagines und Puppen, die eine starke undurchlässige Panzerung haben und ihren  $O_2$ -Bedarf aus der atmosphärischen Luft decken, verhalten sich in dieser Hinsicht wie Landinsekten, d.h. sie werden von Über- oder Unterdruck und von Änderungen des osmotischen Drucks im Medium wenig berührt. Dasselbe gilt von vielen Larven, selbst wenn sie durch Tracheenkiemen atmen. Die *Sialis*-Larve ist ein Beispiel dafür, daß auch die dünnsten Hautstellen, besonders in der Richtung von innen nach außen, eine äußerst geringe Durchlässigkeit zeigen, die Ionenverlusten vorbeugt. Tritt trotzdem Bedarf an Chloridionen ein, dann muß er aus der Nahrung gedeckt werden. Brackwasser- und marine Formen zeigen, wie das Beispiel der marinen Larve von *Aedes detritus* lehrt, ebenfalls eine vorzüglich von außen nach innen wirksame Undurchlässigkeit der Kutikula, die der der Landinsekten gleicht. Bei den typischen Süßwasserformen können besondere dünnwandige Anhänge des Körpers (Analschläuche der Culiciden- und Chironomiden-Larven, Fig. 232a, 233a) der aktiven **Osmoregulation** (Ionenregulation) dienen, die in anderen Fällen, auch bei Arten, die in feuchtem Medium leben (*Drosophila*-Larven), von bestimmten verdünnten Hautstellen ausgeübt und sonst vielfach von Tracheenkiemen mitbesorgt wird (rectale Tracheenkiemen der Odonatenlarven). Bei verwandten Salzwasserformen kann man dann vielfach feststellen, daß die Bedeutung dieser Osmoregulatoren zurücktritt: bei Chironomiden- und Culiciden- (*Culex*- und *Aedes*-) Larven z.B. nimmt die Länge der Analschläuche mit der Erhöhung des Salzgehalts des Mediums mehr oder weniger deutlich ab. Allgemein ist, wie bei den Landinsekten, das System Malpighigefäße-Rectum (Wasserausscheidung-Wasserresorption) an der Regulation des osmotischen Drucks im Körper stark beteiligt.

3.5.1.1.4.2. **Strömungen im Medium.** Winde sind bei Landinsekten für die Ausbreitung (S. 538) kleiner und kleinster geflügelter oder lang behaarter Formen wesentlich (für Blattläuse und Schwammspinnerrauen [Fig. 253] exakt nachgewiesen), können aber auch zu katastrophalem Massensterben führen, wenn sie die Tiere über das offene Meer verwehen: Coccinelliden und andere Käfer werden nicht selten in Riesenmengen tot am Strand angeschwemmt. Wasserströmungen können bei der Ausbreitung von Landinsekten eine Rolle spielen und sind für Wasserinsekten besonders bedeutsam, unter denen die verschiedensten, an bestimmte Strömungsverhältnisse angepaßten Lebensformtypen auftreten. Besonders bemerkenswert sind unter den Bewohnern reißender Gebirgsbäche die Blepharoceridenlarven (Dipteren), die sich mit ventralen Saugnäpfen an Steinen festheften, und die in strömendem Wasser lebenden, im Gegensatz zu den Formen aus ruhigem Wasser abgeplatteten Ephemeropterenlarven.

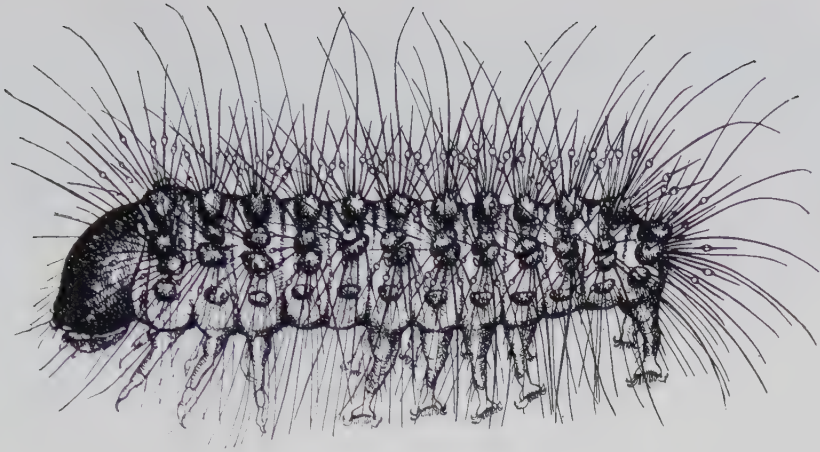


Fig. 253: Erstes Raupenstadium vom Schwammspinner *Lymantria dispar* mit 2 verschiedenen Haarformen, den langen Schwebehaaren und den kurzen Ballonhaaren, wahrscheinlich Sinneshaare zur Wahrnehmung der Luftströmung. (Nach BURGESS).

3.5.1.1.4.3. Kosmische und terrestrische Strahlungen beeinflussen, wie erst in jüngster Zeit immer exakter nachgewiesen werden kann, sehr stark Wachstum und Aktivität der Tiere. Strahlung ist von Atomen ausgehende «Unruhe» im Raum. Die Energie eines Massenteilchens beherrscht einen bestimmten Raumbezirk, der nach EINSTEIN als «Feld» bezeichnet wird. Man kennt bisher Gravitationsfelder, elektrische Felder und magnetische Felder. Die beiden letzten werden wegen der Verkopplung von Elektrizität und Magnetismus in der Regel als elektromagnetische Felder zusammengefaßt. Die auf der Erde wahrnehmbaren kosmischen Strahlen sind Radiowellen verschiedener Wellenlängen, die von der Sonne, der Milchstraße (besonders von ihrem stark leuchtenden Abschnitt in der Gegend des Sternbildes Sagittarius) und den Radiosternen ausgehen. Von der Sonnenkorona werden spezielle Langwellen nicht gleichmäßig wie die Licht- und Wärmestrahlen, sondern in Stößen und Stoßpaketen ausgesendet, die zeitlich mit dem zyklischen Ausbruch der Sonnenflecken zusammenfallen. Die Bevölkerungsbewegungen verschiedener daraufhin untersuchter Insekten weisen langjährige Zyklen auf, die mit der etwa 11 bis 12jährigen Zyklizität der Sonnenfleckenperioden übereinstimmen. Dabei erfolgt bei den einen Arten die erhöhte Vermehrung mit dem Sonnenfleckenaktivitätsmaximum (z.B. bei *Lymantria monacha*, *Dendrolimus pini*, *Bupalus pinarius*, *Panolis flammea* und *Diprion pini*), bei anderen mit dem Sonnenfleckenaktivitätsminimum und bei wieder anderen (z.B. *Choristoneura murinana*) in der Zwischenphase, also 5–6 Jahre nach dem Maximum. Dieses ist verständlich, weil einerseits durch die Sonnenfleckenaktivität die elektromagnetischen Felder der Erde verstärkt werden und andererseits die Stärke elektromagnetischer Felder Fruchtbarkeit und Mortalität der Insekten beeinflusst, wie durch Versuche mit verschiedenen Insekten (Nonnen, Fruchtfliegen, Vorratsschädlingen usw.) nachgewiesen werden konnte.

Eine Orientierung nach dem Magnetfeld der Erde oder nach künstlichen Magnetfeldern konnte an vielen Insekten (Amerikanische Schabe, Heimchen, Haus-



bockkäfer, Termiten, Fliegen u.a.) bei der Einnahme der Ruhestellung erkannt werden. Dieses ist besonders deutlich der Fall bei den entflügelten Imagines der Macrotermitiden, die ihre Körperachse entweder parallel oder senkrecht zur Feldachse einstellen. Bei Abschirmung des Magnetfeldes durch MU-Metallkästen wird diese Bevorzugung aufgegeben. Sehr wahrscheinlich nehmen die Termiten mit Hilfe von Mechanorezeptoren die Kraftwirkung wahr, die von den aus einer Chitin-Körperprotein-Batterie ausgehenden Stromkreisen erzeugte körpereigene Magnetfelder mit dem Magnetfeld der Erde ausüben. Die Imagines der Maikäfer *Melolontha melolontha* werden nicht nur in ihrer Ruhestellung, sondern auch beim Abflug vom Magnetfeld der Erde oder einem künstlichen Magnetfeld (und einem anderen unbekannten Faktor) beeinflusst. Zur Ruhe kommen die Käfer erst, wenn sie eine geeignete Komponente der Einflußrichtungen gefunden haben. Bei Fliegen richtet sich außer der Ruhestellung auch die Anflugrichtung nach dem Magnetfeld. In einem künstlichen Magnetfeld oder elektrischen Feld von rund 100facher Stärke des natürlichen Feldes werden die Fliegen zuerst sehr unruhig und verfallen dann in fast starre Bewegungslosigkeit. Das entspricht ihrem natürlichen Verhalten vor und während eines Gewitters. Diese Magnetotaxis wird oft von anderen stärker wirkenden Taxien überlagert.

Auch **biophysikalische Effekte**, wie die Wüschelrutenreaktion auf «Erdstrahlen» genannt wird, spielen bei der Entwicklung der Insekten eine Rolle. Ihre Entstehung ist noch unklar. Man betrachtet sie heute in erster Linie als die Wirkung der durch geophysikalische Abnormalien (Erzlager, Wasseradern, Verwerfungen u. dgl.) absorbierten, reflektierten und gestreuten kosmischen Radiostrahlung. Die Zentren für den ständigen Massenbefall durch forstschädliche Schmetterlinge (*Lymantria monacha*, *Euproctis chrysorrhoea*) und Blattwespen (*Pristiphora abietina*, *Cephaelea abietis*, *Acantholyda erythrocephala*, *Diprion pini*) liegen in solchen «Reizzonen» (Kraftfeldern), die mit Hilfe der Wüschelrute abgegrenzt werden können. Die Änderungen der Vitalität von *L. monacha* während der Entwicklung in den Reizzonen (herabgesetzte Sterblichkeit, raschere Entwicklung, erhöhte Fruchtbarkeit) sind denen ähnlich, die experimentell bei Behandlung der Eirauen mit ultralangen Radiostrahlen (3 kHz = 100 km Wellenlänge) erzielt werden können.

Als letztes Beispiel seien **Störungen des elektrischen Potentialgefälles der Atmosphäre** genannt, die bei Gewittern auftreten und z.B. bei der Honigbiene zu gesteigerter Aktivität, Angriffs- und Stechlust sowie zu Veränderungen der Saugleistungen führen.

3.5.1.1.4.4. Der **barometrische Druck** hat nach den vorliegenden Versuchen nur einen geringen direkten Einfluß auf die Insekten (Frequenz des Flügelschlags s. S. 74), besonders wenn diese extrem hohen oder niederen Drucken ausgesetzt werden oder wenn der Druck leicht erhöht wird. Leichte Druckerniedrigung scheint dagegen steigend auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und Aktivität zu wirken.

### 3.5.1.2. Tropische Faktoren

Zur Aufrechterhaltung seines Bau- und Betriebsstoffwechsels muß das Insekt Nahrung zu sich nehmen, wodurch ihm als wichtige und nötige Nährstoffe vor allem Fette, Eiweiße und Kohlenhydrate, ferner Salze, Vitamine, Wasser und Sauerstoff zugeführt werden müssen. Die Sauerstoffaufnahme erfolgt durch die Atmungs-

organe. Die ökologischen Voraussetzungen dafür und der Wasserhaushalt wurde bereits an anderen Stellen (S. 152 und 438) behandelt. Wasseraufnahme erfolgt vielfach auch mit der Nahrung. So müssen in einem trockenen Substrat lebende Larven z.B. des Hausbockkäfers mehr Holz fressen als sie zu ihrer Ernährung brauchen, nur um ihren Wasserbedarf zu decken.

Die Insekten sind wie alle Tiere heterotroph, d.h. in ihrer Ernährung auf organische Substanzen angewiesen. Die Nahrungsquelle kann lebendig oder unbelebt sein. Die Art und Weise, wie sie von den Insekten angegriffen wird, ist sehr verschieden (siehe Tabelle 7 auf S. 452). Dabei kann eine Insektenart gleichzeitig oder in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien hintereinander verschiedenen Typen angehören. Über die Beziehungen der Insekten zu lebenden Pflanzen und Tieren als Nahrungsquelle wird später (S. 490, 483) ausführlich zu berichten sein. Hier sollen nur noch einige Hinweise auf Insekten gegeben werden, deren Nahrung aus toten pflanzlichen oder tierischen Stoffen besteht, da sich darunter viele Nahrungsspezialisten befinden, deren eigentliche Aufgabe im Haushalt der Natur die Beseitigung der durch den Lebensprozeß angefallenen Abfallstoffe, z.B. des Holzes der abgestorbenen Bäume oder der tierischen Kadaver, ist. Da der Mensch gerade solche Stoffe für sich in Anspruch nimmt, etwa als Bauholz oder als Bekleidung (Pelze, Wolle, Bettfedern) können solche Insekten bedeutende Wirtschaftsschädlinge geworden sein. Als Beispiele dafür sollen einige Bauholzschädlinge und keratinfressende Textilschädlinge besprochen werden.

**3.5.1.2.1. Holzschädlinge.** Verhältnismäßig gering ist die Zahl der Insekten, die nur vom Holz einer einzigen Pflanzengattung leben können (z.B. die Bockkäfer *Tetropium gabrieli* nur in Lärchen- oder *Monochamus galloprovincialis* nur in Kiefernholz. Andere Holzinsekten können sich zwar in verschiedenen Holzarten entwickeln, bevorzugen aber eine Art besonders (der Eichenbock *Cerambyx cerdo* und der Scheibenbock *Phymatodes testaceus* die Eiche), während wieder andere entweder nur in Nadelholz oder nur in Laubholz vorkommen. So ist der Hausbockkäfer, *Hylotrupes bajulus*, ein typisches Nadelholzinsekt.

Über die Gründe für die Wahl bestimmter Holzarten durch die Insekten ist noch wenig bekannt. Manche Hölzer wirken giftig, so Laubhölzer auf die Hausbocklarven, offenbar infolge ihrer niedrig molekularen Ligninanteile, die mit verdünnter Lauge extrahiert werden können, worauf sie auch für die Hausbocklarven genießbar werden. Die holzbewohnenden Insektenlarven können ihre Nahrung weder durch ihren Geschmacks- noch durch ihren Geruchssinn wählen. Entscheidend ist für die Wahl das Verhalten der Imagines. Bei den Splintholzkäfern, den Arten der Gattung *Lyctus*, erfolgt die Eiablage in die Tracheen des Holzes, deren Größe maßgebend für sie ist. Das Hausbockweibchen dagegen wird zur Eiablage von bzyklischen Terpenen mit bestimmter innerer Ringbindung angelockt, während es auf alle sauerstoffhaltigen Verbindungen nicht oder negativ reagiert. Das Weibchen des Mulmbocks *Ergates faber* wird von Steinkohlenteeröl stark angezogen. Mit Teer bestrichene Leitungsmasten werden mit Vorliebe mit seinen Eiern belegt und sind dann stärker zerstört als unbehandelte.

Eine ebenso wichtige Rolle für den Befall wie die Pflanzenart, spielt der Zustand des Holzes. Es gibt verhältnismäßig wenig Insektenarten, die das Holz des gesunden lebenden Baumes besiedeln können. Sie machen einen Baum krank und können ihn unter Umständen zum Absterben bringen. Man bezeichnet sie als primäre Holzinsekten und, da mit ihnen in erster Linie der Forstmann zu tun hat, auch als

Tab. 7. Beziehungen der Insekten zu ihrer Nahrung.

1. Nahrungsquelle: Lebendiges

	Pflanzenfresser ( <i>Phytophagen</i> )	Tierfresser ( <i>Zoophagen</i> )
Den Ernährer nur zur Nahrungsaufnahme aufsuchend	Bei Insekten mit beißenden und saugenden Mund- werkzeugen kommen alle Übergänge vor.	a) Räuber b) temporäre Ektoparasiten
Auf dem Ernährer lebend (epök)	Festsitzende Pflanzensauger	c) stationäre Ektoparasiten
In dem Ernährer lebend (enök)	Blattminierer, Wurzel- und Sproßbohrer, Knospen-, Frucht- und Samenbewohner, Zoocecidien	d) Entoparasiten

2. Nahrungsquelle: Unbelebtes

	tote pflanzliche Stoffe	tote tierische Stoffe
a) Leichenfresser	<i>Phytonecrophagen</i> sekundäre Pflanzen- und Vorratsschädlinge, Nutzholzschildlinge	<i>Zoonecrophagen</i> Aasfresser Materialschädlinge an Stoffen tierischer Herkunft (Keratinfresser) Fleisch- und Fleischwaren- schädlinge
b) Fäulnis- und Mulmfresser	<i>Phytosaprophagen</i> tertiäre Pflanzen- und Vorratsschädlinge	<i>Zoosaprophagen</i>
c) Exkretfresser	Harzfresser	Wachs- und Seidenfresser

forstwirtschaftliche Schädlinge. Durch solche Insekten oder durch andere Krankheitserreger, schlechten Boden, mechanischen Verletzungen und dgl. geschwächte Bäume können nun wieder von anderen Insekten besiedelt werden, deren Artenzusammensetzung je nach dem Grad der Trockenheit wechselt. Von diesen sekundären Insekten sind diejenigen als Bauholzschildlinge am gefährlichsten, die wie der Hausbockkäfer *Hylotrupes bajulus* und der Holzwurm *Anobium punctatum* in ganz trockenem Holz noch leben können. Ist schließlich das Holz im Freien außer den verschiedenen Holzzerstörern auch noch den Witterungseinflüssen ausgesetzt, so beginnt es zu faulen und schließlich zu vermodern. Jetzt können in ihm wieder andere Insekten, die tertiären Holzbewohner, ihr Fortkommen finden. Seinem allmählichen Zerfall entsprechend wird also das Holz von charakteristischen, sich gegenseitig ablösenden Artengruppen, den sogenannten Sukzessionen, befallen, wie aus der folgenden Übersicht zu erkennen ist.



Tab. 8. Sukzessionen der Holzinsekten nach Vité.

ökologische Gruppe:		Befallsobjekt und Beziehung	Zustand	übliche Charakterisierung	
Frischholz-insekten	A	↓ gesunder, lebender Baum	technisch und physiologisch unverändert, Hydratur ungeschwächt	Primär-Insekten i. e. S.	Primäre Insekten
	B	↓ kränkeldes oder frisch gefälltes Holz	Holz mechanisch und chemisch unverändert	Sekundär-Insekten i. e. S.	Sekundäre Insekten. Hierher gehören die Bau- und Werkholzschädlinge
Trockenholz-insekten	C	↓ trocknendes oder trockenes, berindetes Holz	Holz fest, wenig frisch bis trocken	stark sekundäre Insekten	
	D	↓ trockenes Werkholz	Holz fest und trocken	„	
Feuchtholz-insekten	E	↓ feuchtes Holz, ↓ beginnende Fäulnis	Holz noch fest, Rinde gelockert, feucht	„	
Faulholz-insekten	F	↓ faulendes Holz	Holz in Zersetzung, feucht bis naß, Rinde abfallend	Faulholz-insekten i. e. S.	Tertiäre Insekten
	G	↓ vermoderndes Holz	Holzsubstanz zerfallend, naß	Mulm- od. Moderfresser	

Dabei gibt es allerdings auch Übergänge zwischen den einzelnen Gruppen. Als Bauholzschädlinge haben nur die Trocken- und Feuchtholzinsekten wesentliche holzwirtschaftliche Bedeutung. Aber nicht nur Art und Zustand des Holzes, sondern auch sein Aufbau sind für den Befall durch Insekten von Bedeutung.

Betrachten wir einen Querschnitt durch einen Eichenstamm, so können wir zunächst einmal innen das hellere Holz und außen herum eine dunklere, landläufig, aber botanisch nicht ganz exakt, als Rinde bezeichnete Schicht unterscheiden. Das Holz besteht in erster Linie aus toten Elementen, den Tracheen, Tracheiden und Holzfasern, und nur zum geringen Teil aus lebenden Zellen, den Holzparenchym- und Markparenchymzellen, die ein sehr weitmaschiges Netz zwischen den toten Elementen bilden. Nach außen wird das Holz von der Kambiumschicht begrenzt, durch deren sich teilende Zellen das Dickenwachstum des Stammes ermöglicht wird. Durch in ihrer Intensität periodisch wechselnde Tätigkeit dieser Wachstumszone entstehen die auffallenden Jahresringe. «Im Frühjahr, wenn das Kambium mit der Teilung beginnt, steigen die Anforderungen an die Wasserleitung durch die Entfaltung des Blätterdaches sehr rasch. Infolgedessen differenzieren sich die neu gebildeten Zellen zu weitlumigen Tracheen. Im Laufe des Sommers werden kaum noch Tracheen gebildet, sondern mehr kleinlumige Tracheiden und zum Teil Holzfasern. Im Herbst schließlich entstehen fast ausschließlich Holzfasern. Im nächsten Frühjahr grenzen an diese wiederum weitlumige Gefäße an. Während also der Übergang vom Frühjahrsholz über das Sommerholz zum Herbstholz allmählich verläuft, ist die Grenze zwi-

schen Herbstholz und dem Frühjahrsholz des nächsten Jahres sehr scharf» (WALTER). Je mehr Holzfasern vorhanden sind, um so härter und um so nahrungsärmer ist die Partie. Daher finden wir, daß gewöhnlich das Herbstholz von den Holzinsekten verschont wird und als feine Lamellen stehenbleibt, während das Frühjahrsholz ausgefressen wird. Bei den Holzgewächsen der feuchtwarmen Tropengebiete mit ununterbrochener Vegetationsperiode können die Jahresringe fehlen, doch gibt es bei vielen von ihnen auch ähnliche Zuwachszonen, die auf eine periodische Tätigkeit des Kambiums hindeuten. Da nun die Ausbildung der Jahresringe, insbesondere ihre Breite, sehr stark von Klima und Standort abhängt und davon vielfach wieder die Anfälligkeit des Holzes gegen Insektenbefall, so ist dessen Herkunft und Lebensschicksal auch bei der Betrachtung der Holzinsekten von Bedeutung.

Bei vielen Bäumen kann man am Holz eine innere, härtere, gewöhnlich dunkler gefärbte Partie, den Kern, und eine hellere, weichere Partie, den Splint, unterscheiden. Ersterer kommt dadurch zustande, daß in den älteren Teilen des Holzes die lebenden Teile absterben und die Wasserbahnen verstopft werden. Diese Partien sind dann ausgesprochen eiweißarm und werden daher fast von allen Holzinsekten gemieden oder nur auf der Suche nach nährstoffreicheren Zonen rasch durchnagt. Diese sind im Splint enthalten, wo die Wasserleitung noch stattfindet und Reservestoffe gespeichert werden. Im Splintholz finden die größten Zerstörungen durch Insekten statt. Der Kern ist zudem häufig noch durch Einlagerung von Gerbstoffen oder anderen Farbstoffen dunkler gefärbt und gegen Befall durch holzzerstörende Pilze widerstandsfähiger gemacht. Dieses ist aber auch gleichzeitig ein gewisser Schutz vor Schadinsekten; denn Pilzbefall ist vielfach die Voraussetzung für die Anfälligkeit des Holzes.

Wie das Kambium nach innen das Holz abscheidet, so nach außen die sekundäre Rinde, die zusammen mit der primären Rinde durch die von außen nach innen fortschreitenden Peridermbildungen, durch die die Borke entsteht, z. T. verbraucht wird. Auch in diesen Zonen der «Rinde», haben zahlreiche Insekten ihren Lebensraum gefunden. Besonders beliebt ist die Wachstumszone, die Umgebung der Kambiumschicht, da sie hier die meisten Nährstoffe finden. Hier leben die Larven, zur Verpuppung bohren sie sich entweder in die Bastschicht oder ins Holz ein. Durch letztere Gewohnheit scheinen überhaupt erst die eigentlichen Holzschädlinge entstanden zu sein.

Auch die Stärke des Holzes spielt eine Rolle für den Befall. Manche Insekten brüten nur im Reiserholz, andere im Derbholz, wobei sie im letzteren Fall aus den eben dargelegten Gründen entweder nur einige cm in den Splint eindringen, den Splint bis auf den Kern zerfressen oder auch noch den Kern zerstören. Auch der Ort des Befalls am Baum kann bei den einzelnen Insektenarten recht verschieden sein, so hat jede Borkenkäferart ihren besonderen Brutplatz. Holz ist für die meisten Tiere als Nahrung ungeeignet. Nach der Fähigkeit zur Holzverdauung lassen sich die Holzinsekten in 2 Gruppen teilen:

1. in solche, denen das Holz unmittelbar als Nahrung dient und
2. in solche, die auf Mikroorganismen, insbesondere Pilze, angewiesen sind, wobei es wieder verschiedene Formen der Pilzabhängigkeit gibt. Die Insekten, die von den im Holz gedeihenden und oft sogar von ihnen kultivierten Pilzen leben, wie Arten der Scolytidae, Platypodidae, Lymexylonidae und wahrscheinlich weitgehend auch der Siricidae, haben im allgemeinen nur eine geringe wirtschaftliche Bedeutung.

Eine andere Gruppe der Pilzverwerter ist dazu übergegangen auch die Holzsubstanz teilweise zu verwerten, während wieder für andere die Zersetzung der Holzsubstanz durch Pilze die Voraussetzung für ihre Existenzmöglichkeit ist, – nicht allein ernährungsphysiologisch, sondern vielleicht auch rein mechanisch durch Herabsetzung der Festigkeit. Dies dürfte z.B. bei der Totenuhr *Xestobium rufovillosum* der Fall sein, bei der Pilzbefall für die kleinen Larven Voraussetzung ist, während er für die älteren nicht mehr nötig ist. Beim Mulmbock *Ergates faber*, bedürfen umgekehrt gerade die alten Larven des Vorhandenseins von Pilzen als zusätzliche Nahrung. Auch bei anderen Bockkäfern finden sich Übergänge von Pilzverwertern zu reinen Holzverwertern. Letztere stellen eine höhere Spezialisierungsstufe dar und können bei Vorhandensein von Pilzen besser gedeihen. Wir haben hier vielleicht eine Entwicklungsreihe vor uns, ein Freimachen von der Pilzabhängigkeit. Holz ist gewöhnlich unverdaulich, da Cellulose und Hemicellulosen chemisch sehr widerstandsfähig sind. Vielen holzfressenden Insekten fehlt trotzdem ein entsprechendes Enzym, eine Cellulase oder Hemicellulase. Sie decken, wie die Laubholzschädlinge unter den Bostrychiden, Lyctiden und Cerambyciden ihren Kohlenhydratbedarf aus Stärke und Zucker, die im Laubholz vorhanden sind. Am besten gedeihen sie im lebenden Baum. Durch Fällen wird der Stärkegehalt stark reduziert. Je länger der Stamm liegt, um so geringer wird er, um so schlechter die Lebensbedingungen. Eine begrenzte Celluloseauswertung kann erfolgen durch die in morschem Holz lebenden Larven von Hirschkäfern, Scarabaeiden und Tenebrioniden durch eigene Symbionten, im Darmtractus vorhandene Mikroorganismen, Bakterien und bei Termiten Flagellaten (S. 508).

Cellulasen und Hemicellulasen finden wir bei einer großen Anzahl von Holzzerstörern und zwar bei Laub- und Nadelholzfressern: Cerambyciden, Anobiiden und Siriciden. Allerdings scheinen sie nur einen geringen Prozentsatz der Cellulosemolekeln abzubauen zu können. Von der Hausbocklarve z.B., die täglich etwa ein Drittel bis ein Viertel ihres Eigengewichtes frißt, werden 35% Cellulose, 20% Pentosane und Hexosane und 5% Lignin abgebaut, von der Anobiumlarve 36% Cellulose, 30–33% Hemicellulose und etwas Lignin. Bei der Termit *Kaloterms flavicollis* ist die tägliche Freßleistung mit nur 2–3% ihres Eigengewichts bedeutend geringer, dagegen ist die Ausnutzung des Holzes mit Hilfe ihrer Flagellaten viel intensiver. Wird doch von ihr die Cellulose zu 94–95% und die Hemicellulosen zu 60–70% verwertet.

Zur Ernährung, besonders zum Wachsen, brauchen die Larven der Holzbewohner auch Eiweiß. Die eiweißreiche Kambialschicht in der Rindenbastschicht werden von den Larven mancher Arten in erster Linie gefressen, so von denen der Callidiini. Für Hausbock-, *Anobium*- und *Ergates*-Larven ließ sich ein Nährwertgefälle im Holz durch Abfallen des Eiweißgehaltes nachweisen. Wie Versuche gezeigt haben, bringt Eiweißzufuhr Entwicklungsbeschleunigung. Anobien gedeihen daher besonders gut in Furnierhölzern mit Kaseinleimen. Kannibalismus bei Hausbock und Anobien bringt einen großen Entwicklungssprung. Auf die Eiweißmenge, die die Larven zufällig im Holz erreichten, gründet sich ihre verschieden lange Entwicklungsdauer. Zusätzliche Aufnahme von Pilzen und Verdauung von Symbionten sind bei den Termiten weitere Möglichkeiten zur Eiweißgewinnung.

#### 3.5.1.2.2. Keratinfressende Textilschädlinge

Die Textilschädlinge gehören zur vorletzten Sukzession der Leichen- oder Kadaverfauna. Wenn ein Wirbeltier gestorben ist und im Freien liegen bleibt, finden



sich in regelmäßiger Reihenfolge je nach dem Zersetzungsgrad der Leiche bestimmte Insekten ein, um ihre Eier abzulegen. Es folgen ziemlich rasch hintereinander verschiedene Fliegenarten *Calliphora erythrocephala*, *Lucilia sericata*, *Muscina stabulans* und *Protophormia terraenovae*. Wenn das Anflugmaximum der letzten Art erreicht ist, befindet sich der Kadaver in dem Stadium der Zersetzung, wo die meisten Fliegenarten auftreten (*Fannia*- und *Piophil*a-Arten, *Ophyra leucostoma*). Es folgen Diptereengruppen, die in erster Linie vom Darminhalt der Leichen leben dürften (Milichidae, Sphaeroceridae und die Dungmücke *Scatopse notata*). Das noch vorhandene Gewebe hat sich allmählich in eine schwärzliche Flüssigkeit verwandelt. Jetzt erst oder schon im *Protophormia*-Stadium treten auch Aaskäfer (*Silpha*), Totengräber (*Necrophorus*) und Stutzkäfer (Histeridae) auf. Schließlich saugen Milben die noch vorhandene Flüssigkeit auf, worauf der Kadaver mumifiziert. Dieser Prozeß verläuft rascher, wenn die Dipterenlarven fehlen. Jetzt erst wird er von Motten, Speck-, Pelz- und Blütenkäfern aufgesucht, die nun die eingetrockneten Fleischreste, aber auch Horn, Haare und Federn verarbeiten. Schließlich beseitigen Diebkäfer (*Ptinus*) und Mehlkäfer (*Tenebrio*) die letzten Reste des Kadavers. Die einzelnen Sukzessionen folgen sehr rasch aufeinander und sind nicht immer streng auseinanderzuhalten.

Nach unseren augenblicklichen Kenntnissen sind Kleidermotte (*Tineola bisselliella*), Teppichkäfer (*Anthrenus* spp.) und Pelzkäfer (*Attagenus pellio*) die einzigen Textilschädlinge, die Keratin, den Hauptbestandteil von Haaren und Federn verdauen können. Diese Tatsache kommt schon in der Erscheinung zum Ausdruck, daß die Exkremente der Kleidermottenraupe 4,0 bis 4,6% Schwefel enthalten, während der Schwefelgehalt der Wolle, von der sie leben, nur 2,2 bis 2,6% beträgt. Wenn man die Extrakte aus Därmen von Kleidermottenraupen auf Keratin gibt, so bleiben sie jedoch ohne Wirkung. Der Grund dafür ist, daß das Keratinasesystem durch Sauerstoff gehemmt wird. Keratin ist ein Skleroprotein, ein einfacher Eiweißstoff, bei dessen Hydrolyse nur Aminosäuren erhalten werden, und der in Wasser vollkommen unlöslich ist. Über seine Molekulargröße ist nichts bekannt. Er soll aus langen Peptidketten bestehen, die durch S-S-Brücken miteinander verbunden sind, indem die zwei Hälften eines Cystin-Moleküls auf zwei Ketten verteilt sind. Die Peptidbindungen können durch hydrolytische Enzyme erst angegriffen werden, wenn die Schwefelbrücken durch Reduktion gebrochen und die Ketten freigesetzt sind. Im Mitteldarm von Kleidermotte und Teppichkäfer befindet sich ein solches stark reduzierendes Agens, das die Schwefelbrücken öffnen kann. Die stark reduzierende Zone kann im Mitteldarm an der Stelle lokalisiert werden, an der die Zahl der Becherzellen stark abnimmt und ein alkalisches Optimum herrscht. Im Darm erscheinen rohe Wollfragmente stark doppelbrechend. In der reduzierenden Zone wird diese Doppelbrechung plötzlich stark gemindert und dadurch der Beginn der Verdauung angezeigt, die durch eine Proteinase erfolgt. Zu diesem niedrigen Redoxpotential des Milieus, an dessen Erhaltung vielleicht die vorhandene Xanthin-Oxydase beteiligt ist, kommt als zweite Anpassung, die den Textilschädlingen Keratinverdauung ermöglicht, noch eine geringe Empfindlichkeit gegen -SH-Gruppen, während die Proteinasen vom tryptischen Typ der anderen Insekten normalerweise deutlich durch -SH-Gruppen gehemmt werden. Durch diese Anpassungen haben sich die Textilschädlinge einen Nahrungsstoff wählen können, der ihnen ohne weitere Konkurrenten zur Verfügung steht.

Es ist erstaunlich, mit welchem geringen Feuchtigkeitsgehalt der Nahrung die Textilschädlinge auskommen müssen, wozu in den Wohnungen mit Zentralheizung gewöhnlich auch noch eine große Lufttrockenheit dazukommt. Der Wassergehalt der Mottenraupe selbst beträgt 42%. Es muß also ihr Wasserhaushalt sehr sparsam sein. Besonders die Wachsschicht der Epikutikula bildet trotz der Weichhäutigkeit der Raupen von *T. bisselliella* einen vorzüglichen Verdunstungsschutz. Wasser kann die Raupe gewinnen 1. durch Zu-

rückhaltung des durch Oxydation von Wasserstoff in der Nahrung oder in den in den Fettkörpern gespeicherten Reservestoffen gewonnenen »Stoffwechselwassers« und 2. durch Aufnahme von Wasser aus der Luftfeuchte, wobei diese Fähigkeit, wie die Absorption von Wasser durch hygroskopische Substanzen, von der relativen Feuchtigkeit, nicht vom Sättigungsdefizit abhängt. Den Beweis dafür geben Kleidermottenraupen, die bei hoher Luftfeuchte hungern, durch eine Erhöhung ihres Körpergewichts um 10 bis 15%, die nur durch Wasseraufnahme aus der Luft zustande kommen kann.

Für die normale Entwicklung der Insektenlarven ist die Aufnahme von Vitaminen, vor allem B-Vitaminen, wichtig. Diese fehlen weitgehend in der Keratin-Nahrung. Kleidermottenraupen sind aber offenbar unempfindlicher gegen Mangel an einigen B-Vitaminen. Anscheinend können sie Riboflavin selbst synthetisieren. Aber ganz ohne Vitamine kann auch bei ihnen die Entwicklung nicht vollendet werden. Daher genügt wirklich reines Keratin, das ja in der Natur auch nicht vorkommt, nicht als vollwertige Nahrung. Gibt man den Raupen reines Keratin, z.B. ungefärbte, ungebleichte, nicht karbonisierte und unappretierte Wollstoffe, so fressen sie darauf jahrelang, ohne daß sie sich verpuppen. Verschmutzt man aber diese Stoffe mit Hefe oder Pferdemist, so setzt sofort ihre Weiterentwicklung ein. Damit stimmt die in der Praxis gewonnene Erfahrung überein, daß die Kleidermottenraupen an Wollstoffen solche Stellen bevorzugen, die durch Schweiß, Speisereste und dergleichen verschmutzt worden sind.

Schließlich ist noch zu beachten, daß das Keratin eine sehr harte Nahrung ist und der mechanischen Zerkleinerung großen Widerstand entgegensetzt. Von den Kleidermottenraupen wird daher dünnhaarige Wolle bevorzugt. An Schweineborsten und Roßhaaren können nur größere Raupen fressen, während die jungen Raupen entweder nur an den Haarspitzen fressen können oder sich mit dem den Haaren anhaftenden Schmutz begnügen müssen. Aus demselben Grund werden auch locker gewebte Stoffe und solche mit rauher Oberfläche dichten und glatten Stoffen vorgezogen und Pelze mit wolligen, weichen und seidigen Unterhaaren bevorzugt. Am beliebtesten sind Skunkspelze. Die Raupen beißen die unteren Enden der Haare ab, so daß diese in Büscheln ausfallen und kahle Stellen übrigbleiben. Bei Pelzen ohne Unterwolle werden die an der Basis abgebissenen Haare zusammengeknüpft. Gefärbte Pelze sind weniger gefährdet als ungefärbte. Das Hartkeratin der Hörner, Klauen und Hufe wird von den Kleidermottenraupen nicht angegriffen, weil es zu fest ist, in gemahlenem Zustand wird es aber gefressen.

Im Laboratorium gelang es, Kleidermotten vom Ei bis zur Imago außer auf Keratinstoffen auch auf Mehl, Eialbumin, Fischmehl, Krötenfleisch, Tierleichen und einem Eigelb-Stärke-Zuckerpräparat zu züchten. Auch von toten Insekten können sie sich ernähren. Nicht entwickeln können sich die Raupen an Seide (WIGGLESWORTH macht hierzu andere Angaben), Baumwolle, Nessel, Leinen und dergleichen, auch nicht, wenn diese Stoffe mit Eiweißpräparaten getränkt werden. In allen diesen Fällen sterben die jungen Räupchen ab, wenn ihr Dottervorrat aufgezehrt ist. Sehr eindrucksvoll zeigt sich die Nahrungswahl der Raupen, wenn sie ein Mischgewebe von Wolle und Baumwolle befressen, noch dazu, wenn beide Fäden verschieden gefärbt sind. Man sieht dann sehr deutlich, wie die Baumwolle geschont wird.

Etwas anders verhalten sich herangewachsene Raupen. Sie können, wenn ihnen keine anderen Nahrungsmittel zur Verfügung stehen, alle möglichen Stoffe fressen, deren Beschaffenheit eine gewisse Ähnlichkeit mit Keratin an Festigkeit, Sprödigkeit usw. hat, so daß sie von den Kiefern der Raupen bewältigt werden können. Sie werden dann in den Darm aufgenommen, aber unverdaut wieder ausgeschieden, und die entstehenden Motten sind kümmerformen, wie sie entstanden wären, wenn die Raupen überhaupt gehungert hätten. Solche Stoffe waren in TITSCHACKS Versuchen zum Beispiel Seide, Leder, Bienenwachs.

Die von der Kleidermottenraupe als Nahrung verwendeten Materialien lassen sich nach TITSCHACK folgendermaßen gliedern:

1. Hauptnahrung: Tierhaare und Federn in ihrem natürlichen Zustand.

2. Nebennahrung: Wolltextilien, soweit sie die nötigen Zusatzstoffe (B-Vitamine) besitzen.

3. Gelegenheitsnahrung: Tierkadaver und Tierprodukte wie Milch-, Blut-, Ei- usw. -Abkömmlinge.

4. Verlegenheitsnahrung: Textilien mit nicht ausreichenden Zusatzstoffen. Auf ihnen fristen die Raupen nur ihr Leben.

5. Scheinnahrung, die nur den Magen füllt, ohne für die Raupe einen Nährwert zu haben: alle Stoffe, die von der Raupe im Hunger verschluckt werden, zum Beispiel pflanzliche Textilien, Kunstfasern, Holz, Kork, Chitin, Seide usw.

Von der Raupe wird der Kot in Form von walzenförmigen oder rundlichen trockenen Brocken abgegeben, die mit dem Alter und der Größe der Raupen zunehmen. Seine Farbe richtet sich nach der Farbe des gefressenen Materials. So ergibt also rote Wolle roten Kot, grüne Wolle grünen usw. Mit leicht reduzierbaren Azofarben braun gefärbte Wollstrümpfe ergeben aber grünen Raupenkot, da die Farben beim Verdauungsprozeß umschlagen. Auch das menschliche Haarpigment wird im Mottendarm abgebaut und gefressenes schwarzes Menschenhaar ergibt weißen Kot.

### 3.5.2. Beziehungen zu der belebten Umwelt

#### 3.5.2.1. Beziehungen zwischen den Individuen einer Art (homotypische Relationen)

Artgenossen leben in der Regel außerhalb der Fortpflanzungsperiode gleichgültig nebeneinander, auch wenn die natürliche Trägheit bei reich fließender Nahrungsquelle (Blattlauskolonien), Reaktionen auf gleiche Reize (andere Fraßgesellschaften usw.) oder gleichzeitig auftretende Triebe (Wandergesellschaften der Weißlinge und Libelluliden, «Heerwurm») sie in größeren Versammlungen zusammenhalten. Damit ist aber nicht gesagt, daß solche homotypischen Assoziationen für den Bestand der Art immer gleichgültig sind.

**Zum Nachteil** wenigstens des Individuums wirken sie sich, bei Übervölkerung in begrenztem Raum, durch Nahrungskonkurrenz, durch Auftreten von Kannibalismus (nicht nur bei Räubern) und durch ständige gegenseitige Störung aus. Bei Formen, die sich im Nahrungskörper zusammenfinden, kommt eine Konditionierung der Nahrung, eine Verschlechterung der Nahrungsqualität durch die Ausscheidung der Tiere noch hinzu und trägt, wie für *Drosophila*, für *Tribolium*, *Sitophilus* und andere Vorratsschädlinge nachgewiesen ist, indirekt zu erhöhter Sterblichkeitsziffer und verminderter Fortpflanzungsrate bei. Die einzelnen Arten können sich dabei sehr verschieden verhalten: Bei *Carausius* ist für die Fruchtbarkeit eine hohe Wohndichte der Larven unwesentlich, während hohe Wohndichte der Imagines Lebensverkürzung und Verminderung der Fruchtbarkeit zur Folge hat. Bei *Culex pipiens* dagegen zeigen nicht nur die Jugendstadien eine von der eigenen Wohndichte abhängige Mortalität, sondern die schwankende larvale Bevölkerungsdichte wirkt sich auch in Änderungen der Körpergröße und Fruchtbarkeit der Imagines und zuletzt im Sinne einer **Selbstregulation** der Imaginalpopulationen aus, ein Zeichen dafür, daß die besprochenen Abhängigkeiten von der Art aus nicht nur im negativen Sinn zu beurteilen sind.

**Zum Vorteil** auch des Individuums können sich Assoziationen durch Konditionierung der Temperatur- oder der Feuchtigkeitsverhältnisse auswirken. In Kolonien der Wachsmotte *Galleria* z.B. findet durch das massenhafte Zusammenleben der Raupen eine merkliche Wärmeerzeugung statt, dergestalt, daß die wärmeliebenden Tiere trotz sonstiger Ungunst der Verhältnisse sich am Aufenthaltsort der Raupen verpuppen und die dabei auftretenden Schwierigkeiten durch gegenseitiges Stützen und gleichsinnigen Bau der Ko-



kons überwinden. Die Sommerlarven der Blattlausgattung *Chaetophoria* (Fig. 254b), welche die Zeit des verminderten Saftstroms an Ahornblättern ohne Nahrungsaufnahme überdauern (S. 517), sitzen stets in Gesellschaft beisammen; die abstehenden langen Haare ihrer Rückenseiten bilden einen Filz, der eine Luftschicht festhält und damit die Verdunstung herabsetzen kann. Einen anderen Anpassungstyp verkörpern, in vollkommen gleicher Umgebung, die Sommerlarven der Gattung *Periphyllus* (Fig. 254a), die stets einzeln sitzen, aber extrem abgeplattet sind, ihre Beine und Antennen eng an den Rumpf legen, dessen Rand durch schuppenförmige Haare fest an das Ahornblatt angeschmiegt ist. So sichern sie sich einen abgeschlossenen Luftraum, in den die Stigmen münden und der, im Verein mit der starken, wachsbefleckten Kutikula der Rückenseite, ebenfalls im Dienste einer Herabsetzung der Verdunstung steht. Das Zusammenleben von Artgenossen auf engem Raum kann auch zur Steigerung der physiologischen Leistungen des Einzeltieres führen, also eine soziale Stimulation bedeuten (Gruppeneffekt). So fressen z.B. die Raupen der Kleidermotte in Gemeinschaft mehr als in Einzelhaft, Blattläuse der Art *Aphis craccivora* konnten durch kurze Berührung mit Artgenossen zur Erzeugung geflügelter Nachkommen angeregt werden, die Staublaus *Psyllipsocus ramburi* bildet voll geflügelte Imagines nur bei einer großen Abundanz aus, bei Haltung von 1 bis 8 Paaren der Gammaeule *Phytometra gamma* in gleich großen Käfigen verkürzt sich mit zunehmender Dichte die Präovipositionszeit und die Zahl der von einem ♀ gelegten Eier nimmt zu. Die größte Rolle spielt der Gruppeneffekt bei der Entstehung der Wanderheuschreckenschwärme (S. 468) und in den Insektenstaaten (S. 471).

### 3.5.2.1.1. Die Eiablage und die Brutfürsorge

1. Für die Form der **Eiablage** ist viel weniger die Zugehörigkeit der Legevorrichtungen zu einem bestimmten Bauplan maßgebend, als ihre feinere anatomische

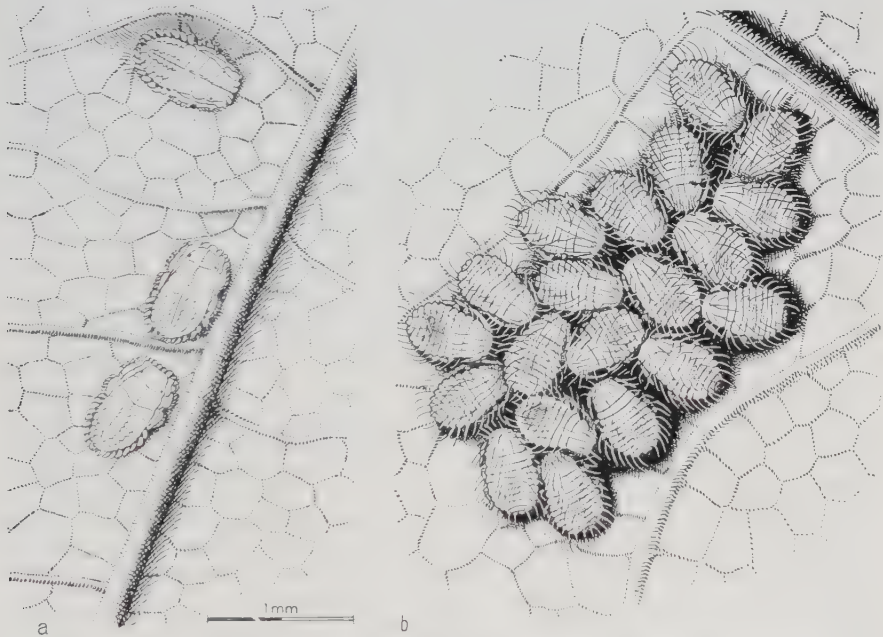


Fig. 254: Ruhende Sommerlarven von a *Periphyllus*, b *Chaetophoria* am Ahornblatt.

Ausgestaltung, ihre Prägung, mit der die äußere Form der Eier in engstem Zusammenhang steht.

a) Vom einfachen Fallenlassen der Eier (Flöhe, Phasmoden, manche Copeognathen, Plecopteren, Ephemeropteren, manche Trichopteren und Lepidopteren, z.B. *Trochilium*) gibt es über das Verstecken der Eier in selbstgegrabenen oder ausgenagten Hohlräumen, unter Rinde usw. bis zum Festkleben der Eier (Fig. 256) mit dem Sekret der Anhangsdrüsen der Geschlechtswege (Kittdrüsen), ihrem Überdecken mit diesem oder einem anderen Sekret (Seidengespinnste der Copeognathen, Eischwamm des Schwammspinners) und dem Einbohren von Eistielchen (Aleurodinen, Psyllinen, Fig. 257a–d) oder der ganzen Eier in Pflanzenteile (Fig. 257e, f, vielfach treten Atemvorrichtungen an die Oberfläche), tierische Körper oder tote Massen mit Hilfe von Legevorrichtungen alle Übergänge, und zwar sowohl bei Gruppen mit orthopteroiden Legevorrichtungen (Orthopteroidea, Hemiptera), wie bei Gruppen ohne solche (Diptera, Coleoptera).

Morphologisch vollkommen verschiedene Legevorrichtungen wie der orthopteroiden Legebohrer der Saltatorien oder Zikaden (Fig. 257g) einerseits und die zugespitzten Legehörner der Fruchtfliegen, der atypische Legebohrer von *Dytiscus* andererseits können dabei die gleiche Funktion haben, morphologisch gleichartige wie etwa die orthopteroiden Legeapparate der Libellen können als Legesäbel zum Einstechen der Eier in Pflanzenteile (Fig. 255a), als löffelförmige Bildungen zum Versenken der Eier im Schlamm (b) dienen, oder sie können völlig reduziert werden, und die Eier werden dann frei abgelegt (c). Daß die Form der Eier diesen verschiedenen Vorrichtungen der Legeapparate entspricht, zeigt ebenfalls Fig. 255.

b) In all diesen Fällen können die Eier einzeln fallen gelassen (Phasmoden, Flöhe), angeklebt (Cimiciden u.a. Wanzen, Fig. 256a, Anopluren, c., Mallophagen), eingestochen (Psyllinen, Fig. 257b–d) oder versenkt werden (meiste Wasserwanzen), oder sie können als Eiballen (Ephemeropteren) bzw. Laichmassen mit gallertiger Zwischenmasse (manche Odonaten, Fig. 255c, und Trichopteren) abgesetzt, bzw. als Gelege regelmäßig oder unregelmäßig nebeneinander festgekittet oder versenkt werden. So entstehen z.B. die Eiplatten vieler Falter (Fig. 256h, Ringelspinner, Fig. 256i, Kohlweißling), der Pentatomiden (Fig. 256f) und Chrysomeliden, die übersponnenen Gelege der Copeognathen (Fig. 118), die kofferförmigen Gelege der Mantiden und Blattarien, die versenkten Gelege der Singzikaden (Fig. 257g) usw.

Je nachdem, wieviel Eier auf einmal von den Ovariolen fertiggestellt werden (S. 261) und wie lange das ♀ am Ort der Eiablage bleibt, können die Gelege größer oder kleiner, die Eier gleich- (Pentatomiden) oder verschiedenaltig sein (Aleurodinen) (Fig. 257). Auch hier kommt es also nicht so sehr auf grundsätzliche morphologische Eigenschaften der Geschlechtsorgane an als vielmehr auf ihre Ausgestaltung im einzelnen, auf ihren Arbeitsrhythmus und die Legegewohnheiten der ♀♀.

2. Nur selten werden die Eier ohne alle Vorkehrungen am Aufenthaltsort der Weibchen abgesetzt, gelangen aber auch dabei an Orte, die sich für die auskriechende Larve eignen (Flöhe, Boden der Wirtsbauten). Meist sucht das Weibchen jedoch zur Eiablage einen Ort auf, der wenigstens den Eiern Schutz gewährt und der gewöhnlich noch den auskriechenden Larven das Aufsuchen des geeigneten Mediums und der passenden Nahrung leicht macht, und übt damit **Brutfürsorge** aus.

a) Das **Aufsuchen des Mediums** ist natürlich bei Formen mit wasserlebenden Larven von besonderer Bedeutung. Leben auch die Imagines im Wasser, so kleben sie die Eier unter Wasser fest (Corixiden), versenken sie in lebende oder tote

Pflanzenteile unter Wasser (andere Wasserwanzen, Fig. 257c, Dytisciden) oder bringen sie an der Wasseroberfläche in Kokons unter (Hydrophyliden). Halten sich die Imagines auf dem Lande auf, so setzen sie die Eier entweder in Ballen- oder Laichform unmittelbar ins Wasser ab (Fig. 255c, Plecopteren, Ephemeropteren, Trichopteren), oder sie setzen sie einzeln bzw. in Gelegen auf die Wasseroberfläche (*Anopheles*, *Culex* u.a. Culiciden), oder sie bringen sie schließlich so oberhalb des Wassers an, daß die Larven sich einfach hinunterfallen lassen können (*Sialis*, viele Odonaten). In ganz entsprechender Weise lassen sich auch die im Boden lebenden Singzikadenlarven aus ihren in Zweigen versenkten Gelegen auf den Boden fallen, während andere unterirdisch lebende Larven (z.B. Engerlinge) gleich im Boden aus den vom Weibchen eingegrabenen Eiern schlüpfen.

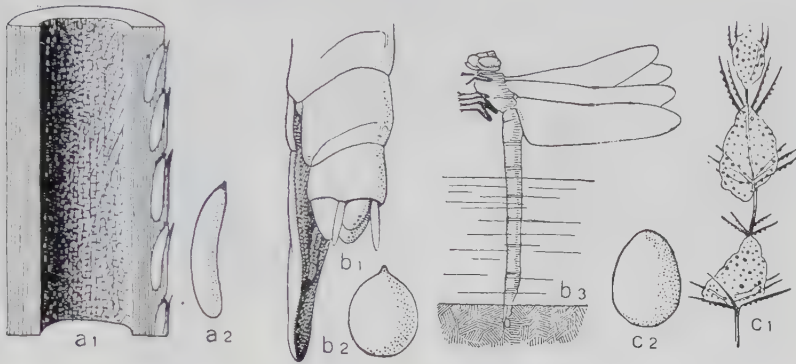


Fig. 255: Eiablage der Odonaten. a *Lestes*, b *Cordulegaster*, c *Cordulia*. (Nach WESENBERG-LUND und KENNEDY, aus WEBER).  
a<sub>1</sub> Eier im durchschnittenen Pflanzenstengel. b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub> Legeapparat und Eiablage des ♀. c<sub>1</sub> Laichmassen an einer Characee. a<sub>2</sub>, b<sub>2</sub>, c<sub>2</sub> einzelne Eier.

b) Das **Aufsuchen der Nahrung** wird den Larven fast durchweg dadurch sehr leicht gemacht, daß die Imago die Eier am oder im Nahrungskörper unterbringt. Erstaunlich ist dabei die Zielsicherheit, mit der die Imago, die bei den Holometabolen selbst meist eine ganz andere Kost braucht, die für die Larven geeigneten Objekte mit Hilfe des Geruchs- oder Gesichtssinnes findet. Es handelt sich hier offenbar fast durchweg um instinktmäßige Abläufe.

In einfachen Fällen, bei den pflanzensaugenden Wanzen, den meisten Homopteren und den Phthiraptera setzt das ♀ die Eier einfach an der Pflanze oder dem Wirtstier ab, woran es selbst lebt. Bei den Holometabolen dagegen muß das Weibchen in der Regel die für die Larve geeignete Nahrung aufsuchen, begnügt sich aber in einfachen Fällen ebenfalls damit, die Eier in der Nähe des Nahrungsobjekts oder an ihm abzulegen. Das gilt z.B. von den Schmetterlingen, pflanzenfressenden Coleopteren und den Symphyten, die die Nährpflanzen der Larven belegen, oder von den als Larven von toten organischen Stoffen lebenden (Stubenfliege) oder an Warmblütern parasitierenden Fliegen (Oestriden, Fig. 256d) und den Raupenfliegen (Tachinen). Auch die Formen, deren Larven räuberisch leben, legen ihre Eier oft in nächster Nähe der Beutetiere (Syrphiden, *Chrysopa*-Arten, Coccinelliden und andere Blattlausfeinde) oder wenigstens an Orten ab, an denen die Beutetiere häufig und daher leicht erreichbar sind. Daß dabei das ♀ sich oft von ganz anderen Merkmalen als von den Beutetieren selbst leiten läßt, zeigen *Myrmeleon* und *Vermileo* (S. 421).



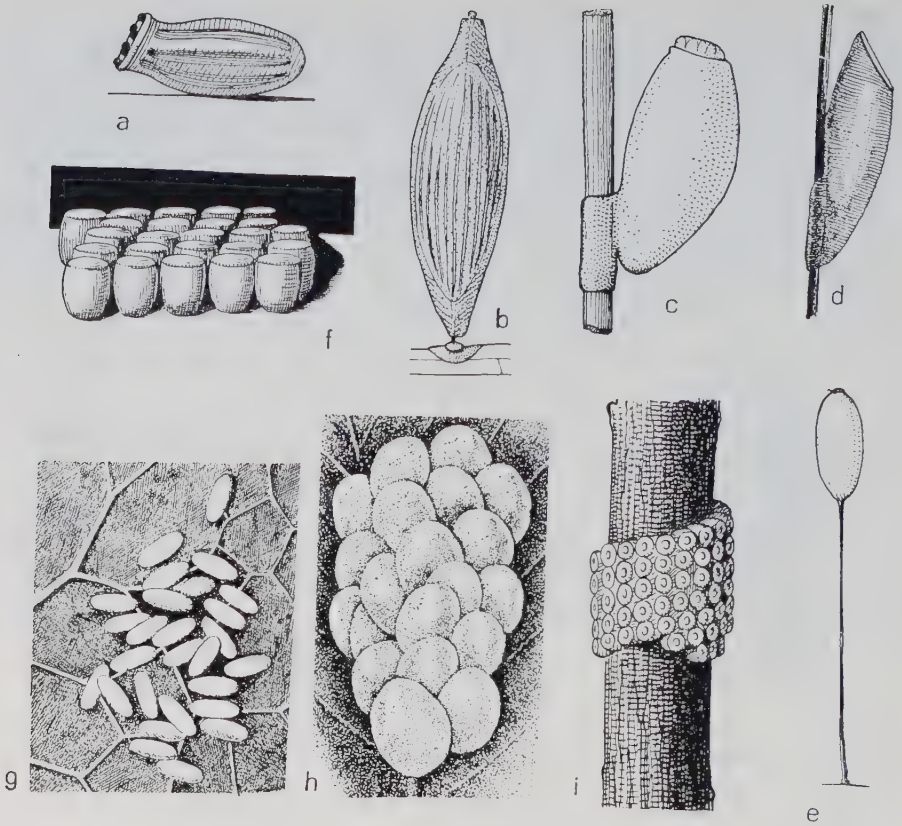


Fig. 256: Festgekittete Eier und Gelege, gleichzeitig als Beispiele für Eiformen: a von *Piesma quadrata* (Rübenwanze), mit Deckel und Atemaufsätzen, b von *Hydrometra* (Wasserläufer), mit Eistiel, c von der Kopflaus (*Pediculus*), an Haar festgekittet, d von der Magenbremse *Gasterophilus intestinalis*, ebenso, e von *Chrysopa* (Florfliege), Ei auf Kittstiel, f von einer Pentatomide, g von *Gastroides viridula* (Käfer), h von dem amerikanischen Zünsler *Loxostege similalis*, i vom Ringelspinner *Malacosoma neustria*. Nach verschiedenen Autoren. (Aus WEBER).

c) Es gibt indessen auch sehr zahlreiche verwickeltere Fälle der Brutfürsorge, wo das Weibchen für die **Vorbereitung oder Herbeischaffung der Larvennahrung** und gleichzeitig für den Schutz der Brut sorgt. Zwischen diesem Extrem und den einfacheren Fällen gibt es alle Übergänge; die Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Erscheinungen ist wieder schier unübersehbar:

Von denjenigen Blattläusen, die ihre Jungen einfach an der Nährpflanze zur Welt bringen und sie dann ihrem Schicksal überlassen (Aphididen), führt eine Reihe zu den Gallläusen (Pemphigiden), bei denen durch das Saugen des Fundatrix-Weibchen Gallen an bestimmten Stellen der Wirtspflanze (z.B. Blattstiel oder Blattspreite) entstehen, in denen allein die Nachkommenschaft ihr Leben fristen kann. Ähnliches gilt von anderen Gallenerzeugern (s. S. 500). Die blattrollenden Rüsselkäfer (Trichterwickler, z.B. *Deporaus*), die Blätter in gesetzmäßiger Weise anschneiden und zusammenrollen, um sie mit je einem

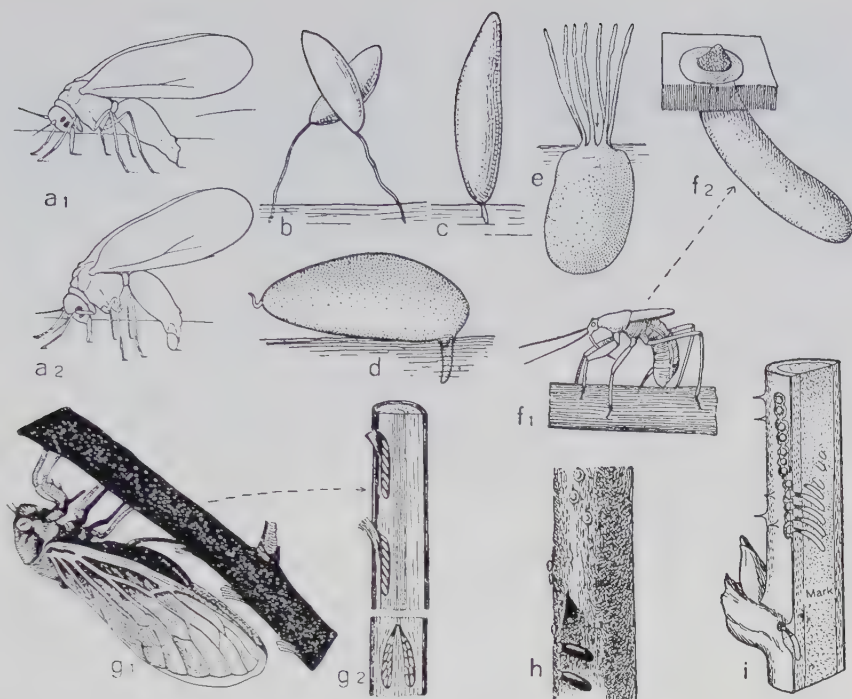


Fig. 257: Eiablage unter Versenkung in Pflanzenteile, gleichzeitig weitere Beispiele für Eiformen.

a *Trialeurodes* ♀ bei der Eiablage, 2 Phasen. b, c, d Abgelegte Psyllineier, b *Trioza nigricornis*, c *Tr. viridula*, d *Psylla mali*; e abgelegtes Ei von *Nepa* (Wasserskorpion) mit Atemfortsätzen. f Eiablage und abgelegtes Ei von *Nabis flavomarginatus* (Landwanze). g Eiablage und Gelege der 17jährigen Zikade *Magicicada septendecim*. h Eier von *Galeatus* (Netzwanze) und i von *Oecanthus* (Weinhähnchen), abgelegt in Pflanzenteilen. Nach verschiedenen Autoren. (Aus WEBER).

Ei zu belegen, bereiten dadurch eine für ihre Larven geeignete Nahrung vor (Fig. 258). Bei den Dungkäfern aus der Gruppe der Lamellicornier bilden die Aphodiinen, deren ♀♀ die Eier einfach in Kuhfladen u. dgl. legen, einfache, die Scarabaeinen verwickelte Fäße der Brutfürsorge. Unter den letzteren gibt es Formen wie *Geotrupes* und *Onthophagus*, bei denen das ♂ und das ♀ in gemeinsamer Arbeit Kanalsysteme anlegen, die von den Dungmassen aus in die Tiefe führen und in Seitengängen mit dunggefüllten und mit je einem Ei belegten Bruträumen enden. Die Larven sind dadurch nicht nur mit Nahrung versorgt, sondern auch in geschützten, nicht austrocknenden Räumen untergebracht. Dasselbe gilt von den *Scarabaeus*- und *Copris*-Arten, den Pillendrehern, die den Dung zu ründlichen Gebilden formen und diese wegrollen und eingraben, um unterirdisch eine Brutbirne daraus zu formen und diese dann mit einem in besonderer Kammer untergebrachten Ei zu beschicken. Durch ihre Brutfürsorge werden viele Borkenkäfer (Scolytidae) für die Forstwirtschaft sehr schädlich. Man unterscheidet zwischen mono- und polygamen Arten. Bei ersteren begattet das Männchen in der Regel nur ein Weibchen außen am Stamm des Brutbaumes. Das Weibchen bohrt sich durch die Borke ein und frißt darunter einen in seinem Durchmesser gleichbleibenden « Muttergang », an dessen Seiten es seine Eier einzeln

oder paarweise, meistens in ausgenagten Einischen ablegt. Die Larven fressen dann vom Muttergang aus ihre mit ihrem Wachstum an Breite zunehmenden «Larvengänge», an deren Ende sie sich in einer kleinen Höhle verpuppen. Die Jungkäfer nagen sich ins Freie, oft nachdem sie durch Erweiterung ihrer Puppenwiege einen Reifungsfraß gemacht haben. Bei den polygamen Arten bohrt sich das Männchen ein und nagt eine «Rammelkammer» aus, in der es mehrere Weibchen begattet, von denen jedes einzelne seinen eigenen Muttergang frisst. Da Lage, Richtung und Anzahl der Gänge artspezifisch sind, entstehen charakteristische Fraßbilder, die eine Bestimmung der Art ermöglichen (Fig. 259). Bei den pilz-züchtenden Arten und den verwandten Platypodiden hat sich diese Brutfürsorge zur Brut-pflege weiterentwickelt (s. S. 506).

Von besonderer Bedeutung ist die Reihe der Brutfürsorge ausübenden **solitären Hymenopteren**, da sie die Grundlagen für das Verständnis der staatenbildenden Hautflügler liefern.

Während die Symphyten ihre Eier in Blätter (Tenthrediniden) oder in verholzte Pflanzen-teile einbohren, pflegen die Schlupfwespen die ihren an die Haut, in die Leibeshöhle oder in bestimmte Organe von Insekten und anderen Arthropoden zu legen, die dann von den Larven (Raubparasiten) allmählich leergefressen werden (s. S. 485). Die Grabwespen

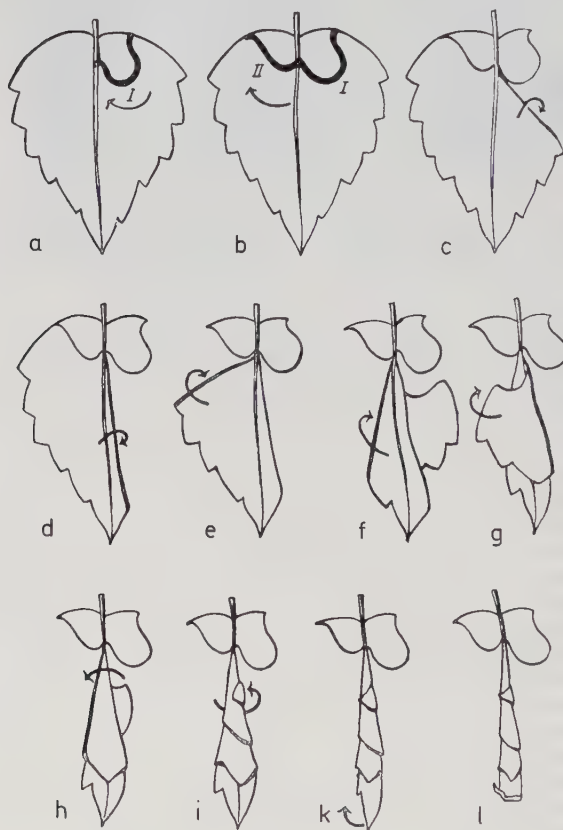


Fig. 258: Schema des Trichter-rolls des Trichterwicklers *Deporaus betulae*.

Das Weibchen schneidet in der Nähe der Blattbasis rechts von der Mittelrippe eine stehende S-förmige Kurve vom Blatt-rand bis zur Mittelrippe (a), kerbt die Mittelrippe etwas an und schneidet auf der linken Blattseite eine liegende, flache S-förmige Kurve von der Mit-telrippe bis zum Blattrand (b). Dann wird mit den Beinen die rechtsseitige Blatthälfte zum Innentrichter gewickelt (c, d) und die linksseitige als Außen-trichter darüber (f-i). Nun kriecht das Weibchen in den unten offenen Trichter und legt 2-5 Eier ab, indem es für jedes Ei durch Einschnitte in die Blattepidermis eine beson-dere Eitasche herstellt. In der Regel wird der Trichter durch Einbiegen der Blattzipfel sorg-fältig verschlossen (k, l) und die Außenränder durch einige Rüsselstiche zusammenge-nietet. Die ausgeschlüpfte Larve frisst von dem langsam welkenden Blattschnitt. Die Pfeile deuten die Richtung des Schnei-dens bzw. Wickelns an. (Aus v. Lengerken 1939).



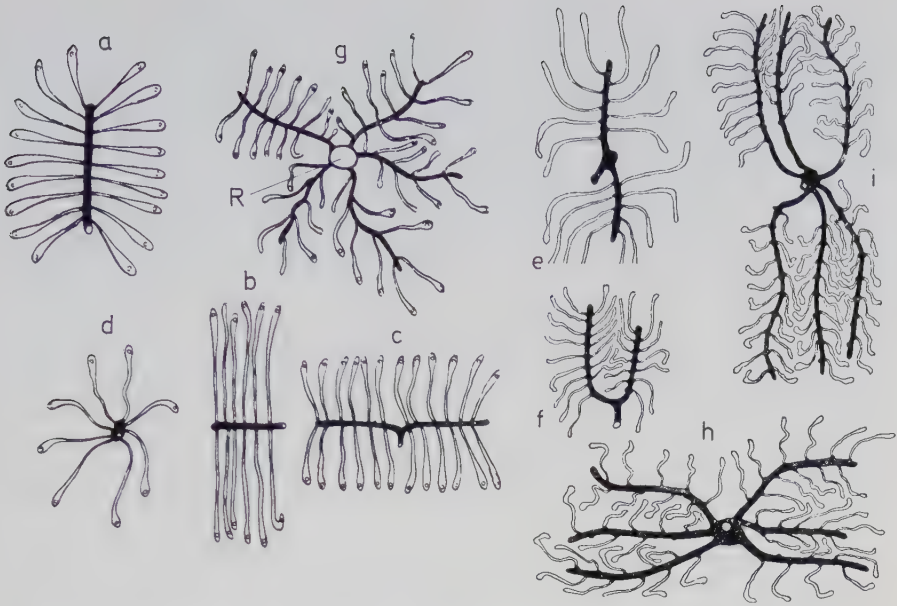


Fig. 259: Schematisierte Brutbautypen von rindenbrütenden Borkenkäfern. (Nach v. LENGERKEN 1939). a–f monogame, g–i polygame Arten. a einarmiger Längsgang, b einarmiger Quergang, c zweiarmer Quergang (Klammerngang), d Sternang, dessen Muttergang platzförmig ist, e zweiarmer Längsgang, f Gabelgang, g Sternang, dessen Platz die vom Männchen genagte Rammelkammer ist, wovon die Muttergänge mehrerer Weibchen ausgehen, h Quersternang, i Längssternang. Die vom Mutterkäfer genagten Gänge schwarz, die von den Larven genagten einfach konturiert. R = Rammelkammer.

(Pompiliden und Spheciden) lähmen Spinnen oder Insekten mit Hilfe ihres zum Giftstachel umgewandelten Legestachels, schleppen sie dann in selbstgegrabene oder -gemauerte Höhlen und schließen sie zusammen mit einem Ei ein, so daß die auskriechende Larve sie als Nahrung zur Verfügung hat. Ähnlich verhalten sie auch die solitären (nicht staatenbildenden) Vespiden; die solitären Apiden dagegen richten zwar ebenfalls Bauten verschiedener Art unter Verwendung mannigfacher Fremdstoffe als Baumaterial her und belegen sie mit Eiern, geben diesen aber keine tierische Kost, sondern eingesammelte Pollen mit (s. S. 504), die sie mit Honig, d. h. mit dem im Kropf eingedickten und chemisch veränderten Blütennektar durchkneten.

### 3.5.2.1.2. Die Brutpflege

Brutpflege ist jede nach der Eiablage zum Nutzen der Brut durch die Eltern ausgeübte Tätigkeit, ob sie nun auf den Schutz oder die Nahrungsversorgung der Jungen gerichtet ist.

1. Auf den **Schutz der Brut** beschränkte Brutpflege wird leicht aus der Brutfürsorge durch Verstecken oder Zudecken der Eier, wenn das ♀ bis zum Auskriechen der Larven oder noch länger bei den Eiern bleibt, sie mit dem eigenen Körper deckt oder sie gar am eigenen Körper herumträgt.

So legen z.B. primitive Schildläuse (Fig. 203) ihre Eier, von Wachsflaum bedeckt, hinter dem eigenen Körper ab (*Pseudococcus*), bei anderen bleibt das Wachs im Zusammenhang mit dem Körper des ♀ und bildet einen Eiersack, der mitgetragen wird (*Orthezia*, *Icerya*). Bei den unter ihrem Schild feststehenden Diaspididen-♀♀ deckt der Schild auch das Gelege, bei den Lecaniiden formt das ♀ mit seinem eigenen Körper einen Brutraum, ein schützendes Dach über der Brut, das auch, wie der Schild der Diaspididen, mit dem Tod des ♀ seine Wirkung weiter ausübt. Endlich gibt es Margarodinen, bei denen die Eier in einem Marsupium, einer Hauttasche, in der die Geschlechtsöffnung versinkt, mitgetragen werden. Eine ganz ähnliche Reihe gibt es bei den Blattodea, unter denen Formen wie die Küchenschabe *Blatta orientalis* ihre Eipakete nur bis zur völligen Erhärtung, andere, wie *Blattella germanica*, die Deutsche Schabe, bis kurz vor dem Auskriechen der Larven mit sich schleppen.

Fälle wie die vorstehenden leiten zur **Viviparie** über, die, bereits oben besprochen, eine besonders ausgeprägte Form des Schutzes der Brut darstellt und bei der es vielfach auch zu ernährungsphysiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Jugendstadien kommt (S. 278).

Seltener sind dagegen Fälle, in denen das ♂ vom ♀ mit den Eiern beladen wird und diese bis zum Auskriechen mit sich trägt. Das bekannteste Beispiel bilden die Belostomatiden-♂♂, denen die Eier in Gelegeform vom ♀ auf die Halbdecken gekittet werden.

Die ökologische Bedeutung all dieser Erscheinungen ergibt sich daraus, daß Formen mit ausgeprägtem Brutschutz ebenso wie die viviparen Formen bei geringerer Eizahl durch Verringerung der Sterblichkeit der empfindlichen Jugendstadien im Erfolg gleiche Vermehrungsfähigkeit zeigen wie Formen mit größerer Eiziffer, aber ohne Brutschutz.

2. Entsprechendes gilt für die Fälle, wo die Eltern auch nach dem Auskriechen der Larven noch für deren **Ernährung** sorgen, wie das schon bei manchen solitären Aculeaten vorkommt.

Die Sphecide *Bembex* zeigt z.B. eine Umbiegung der ursprünglichen Raubwespeninstinkte insofern, als sie ihre Bauten nicht mit gelähmten, sondern mit toten Fliegen beschickt und nach dem Auskriechen der Larven immer wieder für Nachschub sorgt. Auch die Vespide *Zethus cyanopterus* füttert ihre Larven täglich mit zerkauten kleinen Raupen.

Bei den Totengräbern (*Necrophorus*-Arten) graben ♂ und ♀ gemeinsam Leichen kleiner Wirbeltiere ein. Nach Vertreibung des ♂ legt das ♀ seine Eier in die Erde nahe der zu einer Nahrungskugel umgeformten Leiche ab. Es bleibt dort, bis die Larven schlüpfen, hält die Bruthöhle in Ordnung, füttert die Larven und verteidigt sie gegen Feinde. Familienweise leben auch die holzbrütenden Borkenkäfer, Platypodiden, Passaliden und die amerikanische unter der Rinde lebende Schabe *Cryptocercus* zusammen. Daß bei den Passaliden eine echte Brutpflege stattfindet, wird bestritten, bei den anderen genannten Gruppen wird das Zusammenleben durch die Übertragung lebenswichtiger Symbionten bedingt (siehe S. 506 und 508).

#### 3.5.2.1.3. Soziales Verhalten

Den Höhepunkt erreicht aber der Brutschutz wie die Nahrungsversorgung der Brut bei den staatenbildenden Hymenopteren, zu denen die vorstehenden Fälle überleiten, und bei den ebenfalls sozial lebenden Termiten. Das Besondere an diesen Staaten ist nicht so sehr das Zusammenleben der Eltern mit der Nachkommenschaft in einem selbsthergestellten Bau, als vielmehr die ausgeprägte Arbeits-

teilung zwischen den fortpflanzungsfähigen Geschlechtstieren und den ausschließlich mit der Bautätigkeit, der Verteidigung, der Ernährung und Pflege der Brut betrauten fortpflanzungsunfähigen Arbeitern und Soldaten.

Voraussetzungen für das Staatenleben sind die soziale Attraktion, ein Geselligkeitstrieb, der die Tiere der gleichen Art zusammenführt und zusammenhält und die soziale Imitation, ein Nachahmungstrieb, der die Tätigkeit der Einzeltiere gleichschaltet und damit gemeinsame Leistungen (z.B. den Bau eines komplizierten Nestes) und die Beständigkeit der Gruppe ermöglicht. Ebenso wie die Brutpflege in den verschiedensten Insektengruppen als Parallelerscheinung auftritt, haben sich auch soziale Attraktion und Imitation fast in allen Insektenordnungen entwickelt, ohne zur Staatenbildung geführt zu haben. Ja sie können auch vollkommen isoliert von der Brutpflege auftreten. Durch das Leben in Gemeinschaft kann der Kampf ums Dasein erleichtert werden, so z.B. im Geschwisterverband der frisch geschlüpften Larven der nordamerikanischen Kiefernblattwespe *Neodiprion pratti banksianae*. Sie sammeln sich zu einer Fraßgemeinschaft, wo es einer Larve gelungen ist, die harte Kante der Kiefernadel anzuschneiden. Die Hinzukommenden fressen so dicht daneben wie möglich und dringen von der ersten Anschnittstelle aus in die unversehrten Nadelteile ein. Die jungen Raupen des Baumweißlings *Aporia cratagi* wandern gemeinsam von Blatt zu Blatt, fressen gemeinsam und spinnen sich gemeinsam ein Blattnest für die Überwinterung. Ähnlich leben die Raupen des Goldafters *Euproctis chrysorrhoea*. Die Raupen der Prozessionsspinner bleiben bis zur Verpuppung in einem klumpenförmigen am Stamm des Baumes angesponnenen Nest zusammen. Nachts ziehen sie aus ihm in langer Prozession eine hinter der andern (*Thaumetopoea pinivora*) oder gestaffelt (*Thaumetopoea processionea*), die nachfolgende Raupe jeweils genau dem Gespinst der Vorgängerin folgend, zum Fraß in die Baumwipfel. Die Verpuppung erfolgt in einem Gemeinschaftsnest. Zur Überwinterung sammeln sich oft an einem geschützten Ort, eine dichte Traube bildend Insekten in großer Menge an, so z.B. die Marienkäferchen *Adalia bipunctata* oder die Halmfliegen *Thaumatomyia notata*, die keinen Familienverband, sondern Gesellungsverbände darstellen. Auch die Wanderverbände gehören hierher, so die Larven der Trauermücke, *Sciara militaris*, die auf dem Waldboden dicht nebeneinander kriechend den oft mehrere Meter langen «Heerwurm» bilden.

Das Leben im Verband bietet dem Einzelindividuum nicht nur manche Vorteile, sondern es übt auch eine stimulierende Wirkung auf seine physiologischen Leistungen aus, so auf die Intensität des Stoffwechsels, seine Aktivität (in Gesellschaft fressen die Larven vieler Vorrats- und Materialschädlinge mehr als in Einzelhaft), auf Eintritt der Geschlechtsreife (siehe unten!), auf Wachstum, Lebensdauer und Verhalten. Als Ursachen dafür wurden vor allem Sinneseindrücke, insbesondere optischer Art, gegenseitige Störung und Stoffaustausch mit Artgenossen angesehen. Wahrscheinlich spielt letzterer die Hauptrolle bei der Regulierung des ganzen, sonst so rätselhaften sozialen Geschehens. Die Stoffe, die z.B. durch gegenseitige Fütterung von Individuum zu Individuum weitergereicht werden, bezeichnet man als Sozialwirkstoffe oder Pheromone. Sie gehen von einem Individuum aus und können durch die Körper aller Angehörigen einer Gruppe oder eines Volkes zirkulieren und so jedes Individuum mit einer Nachricht versorgen, das darauf mit einer bestimmten Reaktion antwortet. So kommt der Polymorphismus der staatenbildenden Insekten zustande (S. 472). Pheromone bewirken auch das Finden der Geschlechter zur Begattung (Sexualpheromone) und gemeinsames

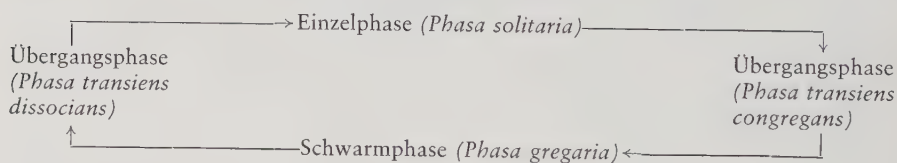


Handeln beim Nestbau oder bei Feindabwehr (Alarmpheromone). In den letzten beiden Fällen erfolgt die Aufnahme der Nachricht durch die Geruchssinne. Bei den Pheromonen ist also zu unterscheiden zwischen «primers» (Zünder), die physiologische Umänderungsprozesse einleiten, die erst nach längerer Zeit in Erscheinung treten, und «releasers», die als chemische Stimuli eine unmittelbare Reaktion des Empfängers zur Folge haben.

### 3.5.2.1.3.1. Phasenbildung bei den Wanderheuschrecken

Wie stark umgestaltend das Leben im Verband auf ein Individuum wirken kann und wie vielschichtig dieses Problem ist, sieht man am deutlichsten an den **Wanderheuschrecken**, wo sowohl einzeln lebende Formen (*Phasa solitaria*) als auch Schwarm- oder Wanderformen (*Phasa gregaria*) vorkommen, die nicht nur verschieden aussehen, sondern sich auch verschieden verhalten, aber voneinander abstammen.

«Wanderheuschrecken» ist kein systematischer, sondern ein biologischer Begriff. Sie umfassen nicht näher miteinander verwandte Feldheuschreckenarten aus verschiedenen Unterfamilien (z.B. Cyrtacanthacridinae: *Schistocerca gregaria*, *Nomadacris septemfasciata*; Oedipodinae: *Locusta migratoria*; Gomphocerinae: *Dociostaurus maroccanus*), die dazu befähigt sind, von Zeit zu Zeit ungeheure Schwärme zu bilden und weite Strecken entweder als Larven zu durchwandern oder als Imagines zu überfliegen. Selbst bei einigen Laubheuschrecken ließen sich ähnliche Erscheinungen feststellen. Dabei gelten für alle im wesentlichen dieselben Gesetze, wenn auch die Erscheinungen bei den einzelnen Arten verschieden stark ausgeprägt sind. Bei allen treten 2 morphologisch, physiologisch, etologisch und ökologisch verschiedene Phasen auf, die ineinander übergehen können. Die Hauptunterschiede liegen in ihrem Verhalten. Während die Tiere der solitären Phase allein für sich leben, sich nicht gegenseitig beachten oder nachahmen, haben die Individuen der Schwarmphase das Bestreben, sich einander zu nähern, zu erregen und sich gleichsinnig zu bewegen, indem ein Tier das andere nachahmt. Die aus den Eiern geschlüpften Larven können beide Phasen ausbilden, welche wirklich ausgebildet wird, bestimmt die Populationsdichte, also der Raum, der den Larven zur Verfügung steht. Der Übergang erfolgt allerdings im Freien in der Regel unter Zwischenschaltung von wenigstens einer Übergangsphase, der *Phasa transiens*. Da sowohl der Übergang von der Einzelphase zur Schwarmphase als auch umgekehrt von der Schwarmphase zur Einzelphase möglich ist, kann man den Phasenwechsel in dem folgenden Schema darstellen:



Für die Ausbildung der Schwarmphase ist nicht so sehr die gesamte Individuenzahl einer Population auf einem bestimmten Raum entscheidend, sondern die Konzentration der Individuen. Daher findet die Schwarmbildung auch weniger in gleichförmigen als viel mehr in sehr abwechslungsreichen Lebensräumen statt, wo für die Heuschreckenentwicklung günstige und ungünstige Biotope ein Mosaik bilden. Durch Witterungseinflüsse (z.B. am Ufer von Seen in der Wüste durch monatelang anhaltende Trockenheit oder in Flußtälern durch plötzliche Überschwemmungen als Folge von Regenfällen in den Quellgebieten) können erstere stark eingeschränkt werden, was zu einer stärkeren Konzentration der Larven führt. Außerdem sind für die Massenvermehrung ein für die Ei-

ablage geeigneter (härterer) Boden, ein für alle Entwicklungsstadien günstiges Mikroklima und das Vorhandensein reichlicher Larvennahrung nötig. Wenn die Niederschläge in einer für die Embryonalentwicklung, das Schlüpfen und die Ernährung der Larven günstige Zeit fallen, kommt es rasch zu einer Übervermehrung (crowding), zumal dann auch die (u.U. bis zu 3½ Jahren überliegenden) Diapauseeier früherer Generationen schlüpfen. Dabei entsprechen die Larven in ihrem Aussehen zunächst der Phase ihrer Eltern, werden dann aber unter dem Einfluß ihrer eigenen Dichte in der einen oder anderen Weise verändert. Dadurch wird die Art in unstabilen Lebensräumen doppelt gesichert.

Weil bei jeder Wanderheuschreckenart der Verlauf der Phasen- und Schwarmbildung etwas anders ist, ist eine kurze allgemeingültige Darstellung nicht möglich. Deshalb soll hier nur an einem Beispiel wenigstens das Prinzip gezeigt werden.

Die morphologischen Unterschiede, wodurch sich die beiden Phasen unterscheiden, betreffen bei *Schistocerca gregaria* vor allem die Form des Halsschildes, des Kopfes und der Brustplatten (Fig. 260 B-F, B'-F'), aber auch die Proportionen von Flügeln und Hinterbeinen. Dazu kommen noch Verschiedenheiten in der Färbung der Larven, die für tiefgehende Unterschiede in der physiologischen Stimmung der beiden Phasen zeugen. Die Larven der solitären Phase sind ziemlich einfarbig grün, die der Wanderform sehr stark schwarz gefleckt auf hellem Untergrund (Fig. 260 A, A'). Bei den Übergangsphasen findet man alle Übergänge zwischen diesen beiden Extremen. Die ausschlüpfenden Larven sind zum großen Teil grau oder, wenn die Eier von Schwarmtieren abgelegt wurden, zu einem geringen Prozentsatz schwarz. Steht den Larven ein weiter Raum zur Verfügung, so werden sie nach den folgenden Häutungen grün und fast ungezeichnet, leben sie auf engem Raum zusammen, so werden sie nach jeder Häutung schwärzer, und zwar sind sie in den ersten 3 Stadien schwarz und weiß und in den letzten beiden schwarz und gelb. Das Verhältnis zwischen schwarzer und heller Farbe hängt zudem auch noch von der Temperatur ab, indem hohe Temperatur eine stärkere Aufhellung bewirkt. In Gefangenschaft kann man die Schwarmphase erzielen, wenn in einem 55 Liter fassenden Zuchtgefäß 500 bis 1000 Larven angesetzt werden. Die Dunkelfärbung ist der Ausdruck eines gesteigerten Stoffwechsels, der sich in einem stärkeren Sauerstoffverbrauch und größeren Milchsäuregehalt als bei der Einzelphase ausdrückt. Sie ermöglicht eine stärkere Absorption der Sonnenstrahlen, was eine Erhöhung der Körpertemperatur (um 5-8°C) und der Aktivität der Larven bewirkt. Dieses wirkt sich derart aus, daß nach der Abkühlung des Tages die Larven der Schwarmphase länger als die der Einzelphase brauchen, um zur Ruhe zu kommen. Da sie sich beim Hüpfen immer wieder gegenseitig berühren und zum Forthüpfen anregen, bleiben die Schwarmlarven auch länger in Bewegung als die Einzellarven. Dadurch wird die Schwarzfärbung weiter angeregt. Man kann dieses auch im Laboratorium zeigen, wenn man eine in Einzelhaft gehaltene Larve, die eine solitäre Form ergeben würde, in eine ständig in Bewegung gehaltene Lauftrommel setzt. Sie wird nämlich dann die dunkle Wanderform. Für die Ausbildung der Färbung sind 2 Hormone verantwortlich, das eine für die durch Insektoverdin und  $\beta$ -Carotin erzeugte Hintergrundfärbung und das andere für die durch Insektorubin und Melanin hervorgerufene Fleckenfärbung. Die Hormone werden in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen in verschiedener Menge ausgeschüttet.

Bei den Larven wechseln am Tag mehrmals in Abhängigkeit von Sonnenschein und Temperaturschwankungen Perioden der Ruhe und des Fressens mit solchen des Marschierens bzw. Hüpfens ab. Dabei erfolgt letzteres nach den ersten beiden Lebenstagen der Larven, wo die Richtung des Marschierens ständig gewechselt wird, immer in derselben Richtung, kleine Hindernisse werden überwunden, große umgangen. Die neu eingeschlagene Richtung wird durch das Schwarmbeharrungsvermögen beibehalten, das darin besteht, daß jede Larve in Nachahmung seiner Nachbarn in derselben Richtung weiterstrebt wie die andere. Es ist um so größer, je dichter der Schwarm ist. Die Larven der solitären Phase richten sich in ihrem Verhalten zwar auch nach der Sonne, aber gerichtete Wanderungen fehlen ihnen vollkommen. Sind die Wanderformen erwachsen, so häuten sie sich und beginnen sich etwa vom 13. bis 17. Tag nach der Imagohäutung zu Schwärmen

zu formieren, die schließlich Millionen und Milliarden von Individuen vereinigen, da sich alle Imagines der Wanderform infolge ihres Imitationstriebes vorüberfliegenden Wanderern anschließen. Die solitären Formen tun dieses nicht. Die eben erwachsenen Tiere der Schwarmphase machen entsprechend der Ausbildung ihrer Geschlechtsorgane eine Umfärbung von Rosa über Kaffeebraun zu Gelb durch. Dabei erfolgt die Reifung der Geschlechtsorgane unter Anwesenheit geschlechtsreifer Männchen sowohl bei Männchen als auch Weibchen rascher als wenn keine reifen Männchen vorhanden sind. Es ist dieses auf ein von den *Corpora allata* der geschlechtsreifen Männchen produziert Pheromon zurückzuführen.

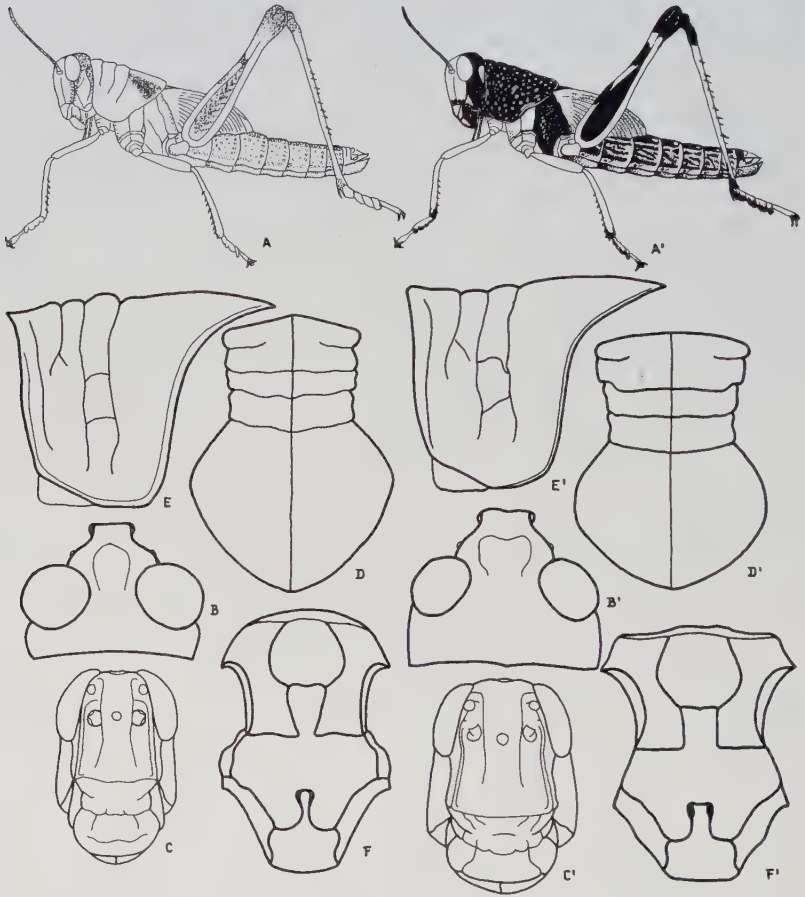


Fig. 260: Phasen der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria*. (Nach HUSAIN und DIRSH aus WEIDNER).

A-F solitäre Phase, A'-F' Wanderphase. A, A' Larven, B, B' Kopf von oben, C, C' von vorn, D, D' Pronotum von oben, E, E' von der Seite, F, F' Meso- und Metasternum.



Die durch Umweltstimuli hervorgerufene Phasenbildung bei Übervölkerung wird **Kentromorphismus** bezeichnet. Sie kommt auch bei anderen Insekten vor, so bei Schmetterlingsraupen (z.B. Noctuide, *Leucania separata*) mit einem Wandertrieb und bei Gespenstheuschrecken ohne Wandertrieb und ist als ein Produkt der Vergesellschaftung anzusehen. In weit höherem Maß gilt dieses noch für den durch die Arbeitsteilung bedingten Polymorphismus bei den staatenbildenden Insekten.

3.5.2.1.3.2. Bei den **Termiten** bestehen die Staaten aus einer vollständigen, vergrößerten Familie, d.h. aus einem Männchen (König), einer oder (selten) mehreren Weibchen (Königin) und ihrer Nachkommenschaft, den aus männlichen oder weiblichen Larven hervorgegangenen, geschlechtlich degenerierten Arbeitern und Soldaten (Fig. 188, 189). Bei manchen primitiven Termiten kommen nur Soldaten, keine Arbeiter vor. Hier übernehmen ältere Larven (Pseudergaten) die Aufgaben der Arbeiter. Der Unterschied zwischen Arbeiter und Pseudergaten besteht darin, daß Arbeiter zwar larvenähnlich sind, sich aber nicht weiter entwickeln können, während aus Pseudergaten unter Umständen noch Geschlechtstiere oder Soldaten werden können (Fig. 262a). Die Lebensdauer der Geschlechtstiere ist bedeutend, die Staaten sind dementsprechend ausdauernd. Geschlechtstiere entstehen als vollflügelige Individuen zu bestimmten Zeiten in großer Anzahl, doch erlangen sie ihre Fortpflanzungsfähigkeit erst einige Zeit nach dem Schwarmflug, zu dem sich alle Geflügelten eines Volkes in die Luft erheben. Bald lassen sie sich zu Boden fallen, stoßen die Flügel ab, paaren sich beim »Liebesspaziergang« und suchen eine geeignete Stelle zur Anlage der Hochzeitskammer, die den Grundstock des neuen Baues bildet und in der die Kopulation, die Ablage der Eier und das Aufwachsen der ersten Nachkommen stattfindet. Diese übernehmen die Arbeiten im Stock, die Bautätigkeit, die Aufzucht der weiteren Nachkommenschaft, deren Fütterung und nicht zuletzt die Fütterung und Pflege des Königspaares, das nun im Mittelpunkt des werdenden Baues bleibt und sich lediglich dem Fortpflanzungsgeschäft widmet. Neotenische Ersatzgeschlechtstiere können bei den primitiveren Termiten im Bedarfsfall sogar noch aus Arbeiterlarven herangezüchtet werden.

Sind die Staaten der **Kalotermitiden** und der **Termopsinen** wenig volkreich und nur aus Geschlechtstieren, Pseudergaten, Nymphen und Soldaten zusammengesetzt, sind ihre Königinnen nicht allzu fruchtbar und dementsprechend nicht besonders angeschwollen, ihre Bauten kunstlos in Erde, unter Steinen und in Holz angelegt, so sind die Staaten der **Mastotermitidae**, **Hodotermitinen**, **Rhinotermitiden** und namentlich der **Termitiden** überaus individuenreich. Bei den letzten drei ist der Polymorphismus der »geschlechtslosen« Tiere eine Gliederung derselben in Arbeiter und Soldaten; bei den Termitiden leben die Geschlechtstiere in einer zentral im kunstvollen Bau gelegenen Königskammer, bewacht und gepflegt von Soldaten und Arbeitern. Das ♀ erreicht eine tägliche Eiziffer von vielen Tausenden, sein Hinterleib ist infolge der riesigen Entwicklung der Eierstöcke unförmig angeschwollen (Physogastrie, s. S. 329).

Die **Bauten** (Fig. 261) bestehen hier aus einem Gewirr von Kanälen, die nach innen in die Königskammer, nach außen in gedeckte Zufahrtsstraßen – die Termiten sind ausgesprochen lichtflüchtig – münden. Ventilationsschlote können den Bau durchsetzen und schornsteinartig ins Freie münden. Errichtet werden die Bauten in der Erde oder in Holz, doch erheben sie sich meist im Verlauf ihres Wachsens über die Oberfläche und bilden kegelförmige Hügel auf der Erde oder als Ausläufer von Holzbauten auf Ästen. Erde, zerkautes Holz oder die eigenen Exkremente dienen als Baustoffe, denen zur Erhöhung der Festigkeit Sekrete beigemengt werden. Der Bauplan der Bauten ist artspezifisch.

Die Nahrung für die Angehörigen der Staaten wird durch Arbeiter herbeigeschafft, sie besteht in der Regel aus Holz oder anderen Pflanzenstoffen. Zur Fütterung der Larven, der Soldaten und Geschlechtstiere, die durchweg zur Holzverdauung unfähig sind, dienen Sekrete der Speicheldrüsen, bei den holzfressenden Formen auch der Inhalt der Gärkammer des Hinterdarms und bei manchen Arten, den Pilzzüchtern, die sog. Ambrosiazellen gewisser Pilze. Die Pilze werden in besonderen Hohlräumen des Baues, den Pilzkammern, auf einem Exkrementnährboden gezogen und bilden schließlich an ihrem Myzel die eigentümlichen Zellgruppen, die als hochwertige Nahrungsmittel Verwendung finden. Zur Entosymbiose mit Flagellaten s. S. 508.

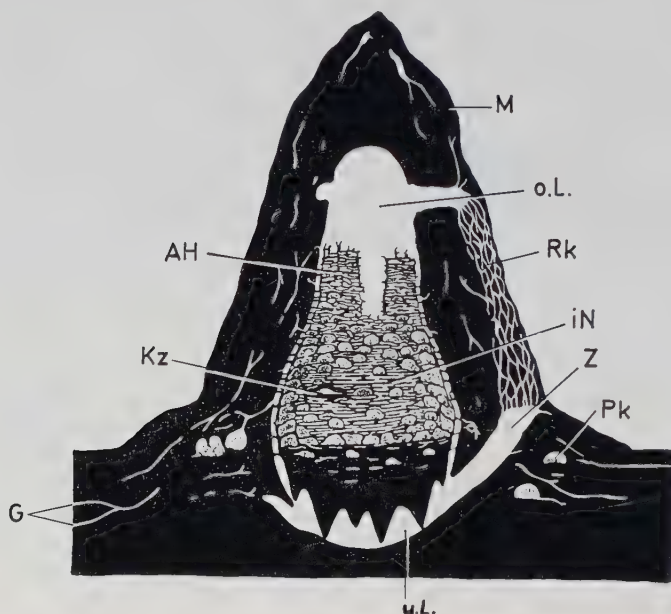


Fig. 261: Schematischer Schnitt durch ein turmförmiges Erdnest der Termiten *Macrotermes bellicosus*. (Nach LÜSCHER 1955).

AH = Anhäufung zerkauten Holzes als Vorrat zur späteren Herstellung von Pilzgärten, G = Zugangsstraßen, i.N. = inneres Nest mit Pilzgärten in den Brutkammern, Kz = Königinkammer, M = Nestmantel aus sehr harter Erde, o.L. = oberer Luftraum, Pk = Pilzkammer außerhalb des Nestes, RK = Rippenkanälchen, u.L. = unterer Luftraum, Keller, Z = Zuführgang von Luft zum Kellerraum.

Obwohl das Innere des Nestes mit der Außenwelt nicht in unmittelbarer Verbindung steht, zirkuliert die Luft in ihm ständig. Die erwärmte Luft steigt in den oberen Luftraum (o.L.), wo ein Überdruck entsteht. Die Nestluft entweicht durch die poröse Mantelwand (Rippenkanäle) ins Freie. Im unteren inneren Nest entsteht dadurch ein Unterdruck. Dadurch wird kalte Luft aus dem Keller (u.L.) durch die sehr dünnen unteren Nestkammerwände angesaugt. Der Luftnachschub in den Keller erfolgt von außen durch die großen Zuführgänge (Z).

Über die **Kastenentstehung**, die noch nicht in allen Einzelheiten geklärt werden konnte, macht man sich heute etwa die folgende, etwas schematisiert wiedergegebene Vorstellung. Die aus dem Ei ausgeschlüpften Larven sind genetisch als Männchen oder Weibchen bestimmt, aber nicht als Geschlechtstier, Arbeiter oder Soldat (Fig. 262). Die Kastendetermination erfolgt erst in der Larvenzeit unter dem

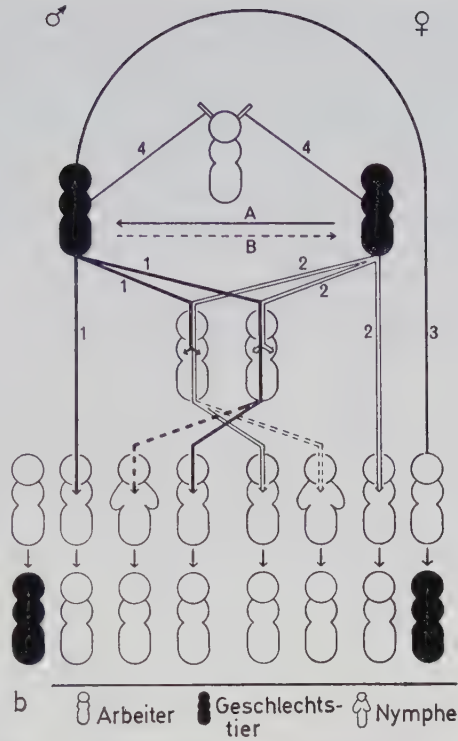
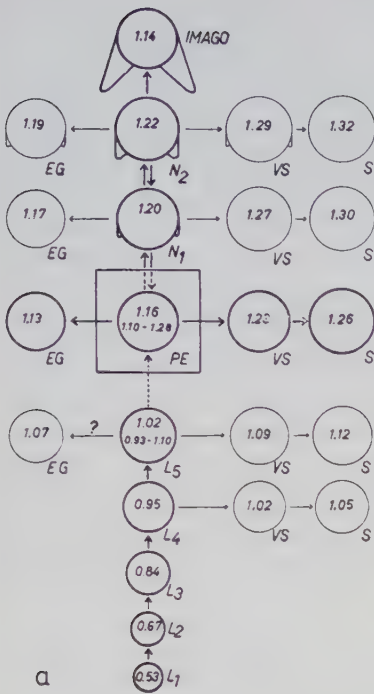


Fig. 262: Entwicklungsschema der Kasten der Termiten *Kalotermes flavicollis*. (Nach LÜSCHER).

EG = Ersatzgeschlechtstier,  $L_{1-5}$  = 1. bis 5. Larvenstadium,  $N_{1-2}$  = 1.-2. Nymphenstadium, PE = Pseudergat, S = Soldat, VS = Vorsoldat. Echte Arbeiter fehlen. Ihre Aufgaben verrichten Pseudergaten (= in der Entwicklung stehengebliebene Larven oder durch regressive Entwicklung wieder larvenähnlich gewordene Nymphen).

b Schema der Zirkulation der kastenbildenden Pheromone bei *Kalotermes flavicollis*. (Nach LÜSCHER verändert aus WEIDNER 1970).

Das eierlegende Weibchen stimuliert durch einen Faktor A das Männchen zur Abgabe des die Männchenentwicklung hemmenden Pheromons (Hemmfaktor 1). Es selbst gibt ein die Weibchenentwicklung hemmendes Pheromon (Hemmfaktor 2) ab. Die Stimulierung dazu von einem vom Männchen produzierten Faktor B ist nur sehr schwach. Die Pseudergaten nehmen diese Pheromone durch Kotfressen auf, behalten das ihr eigenes Geschlecht hemmende Pheromon zurück und geben das andere Pheromon weiter. Ohne hemmendes Pheromon verwandeln sich die Pseudergaten in Ersatzgeschlechtstiere. Die Weibchen tun dieses in höherem Maße als die Männchen infolge eines stimulierenden Pheromons (Kopffaktor 4), das von Männchen in Abwesenheit eines Weibchens abgegeben wird.

Einfluß von Umweltfaktoren, Sozialfaktoren und Hormonen. Die normale Entwicklung verläuft über mehrere Larven- und Nymphenstadien zur geflügelten Imago (oder zu Ersatzgeschlechtstieren, durch Neotonie fortpflanzungsfähig gewordenen Nymphen oder Larven). Daß sie bei Anwesenheit von Geschlechtstieren nur zu gewissen Zeiten und bei einer beschränkten Anzahl von Individuen stattfindet, die meisten Larven aber in ihrer Entwicklung steckenbleiben oder zu



Soldaten werden, liegt daran, daß die Geschlechtstiere Pheromone ausscheiden, die die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Larven und ihre Weiterentwicklung zur Imago hemmen. Die Pheromone werden im Kopf-Thorax-Bezirk der Geschlechtstiere und Ersatzgeschlechtstiere gebildet und durch ihren Kot abgegeben. Jedes Geschlecht scheidet einen geschlechtsspezifischen Hemmfaktor aus (Fig. 262b). Dabei gibt das Weibchen sein Pheromon ohne weiteres ab, das Männchen aber nur, wenn es durch Anwesenheit eines anderen Geschlechtstieres (Männchen oder Weibchen) dazu angeregt wird. Die umgekehrte Stimulierung des Weibchens zur Pheromonabgabe durch das Männchen ist bedeutend schwächer. Die Larven, Pseudergaten oder Arbeiter, die den Kot der Geschlechtstiere fressen, nehmen damit das Pheromon auf. Sie behalten offenbar das ihr eigenes Geschlecht hemmende Pheromon zurück, wodurch ihre Weiterentwicklung verhindert wird, und geben das das andere Geschlecht hemmende Pheromon wieder mit ihrem Kot ab, der von anderen Individuen der Kolonie wieder gefressen wird usw. Da durch Kotfressen (Proctodeal-Nahrung) und Regurgitationsfütterung (Stomodeal-Nahrung) alle Individuen einer Kolonie miteinander in einem ständigen Nahrungsaustausch (Trophallaxis) stehen, werden die Pheromone in dem ganzen Volk verteilt. Wahrscheinlich ist ein Hauptbestandteil der Pheromone das Juvenilhormon der *Corpora allata*, wodurch dessen Spiegel im Blut der Larven immer hoch gehalten wird, so daß ihre Weiterentwicklung nicht möglich ist. Auch die Induktion der Soldatenbildung geht vom Juvenilhormon aus, das die Geflügelten, Ersatzgeschlechtstiere und 2. Nymphen kurz vor der Häutung zur Imago ausscheiden. Die Soldaten geben ein das Juvenilhormon hemmendes Pheromon ab und hemmen so die Soldatenentwicklung, fördern aber die Ausbildung geflügelter Geschlechtstiere. Da die Ausschüttung der Hormone der *Corpora allata* unter dem Einfluß von Temperatur und Nahrung steht, wird auch der Einfluß der Umweltfaktoren bei der Kastenbildung verständlich. Offenbar unabhängig von der Produktion der Kasten verläuft die Elimination der überzähligen Ersatzgeschlechtstiere und Soldaten durch Kannibalismus. Bei den höheren Termiten wird die Plastizität der Larven immer mehr eingeschränkt, so daß schließlich Ersatzgeschlechtstiere nur noch von Nymphen und Soldaten nur von bestimmten Larvenstadien gebildet werden können, wobei polymorphe Soldaten von verschiedenen Larvenstadien herkommen.

3.5.2.1.3.3. Während der stammesgeschichtliche Ursprung der Termitenstaaten im Dunkeln liegt, kann man die staatenbildenden **Hymenopteren**, deren Arbeiter und Soldaten stets geschlechtlich degenerierte Weibchen sind, durchweg (polyphyletisch) von solitären, Brutpflegenden Hautflüglern ableiten, deren Weibchen sich zu Kolonien zusammenscharten und dann einen mehr oder minder ausgesprochenen Polymorphismus entwickelten.

Die bei den solitären Hautflüglern bereits feststellbaren höheren Verhaltensformen treten bei den staatenbildenden in Gestalt von Lernhandlungen und anderen Gedächtnisleistungen (S. 144), Mitteilungsvermögen (S. 146), Zeitsinn (S. 145) usw. stärker in den Vordergrund, wenigstens bei den Arbeitern, deren Gehirn dementsprechend deutlich höher differenziert ist als das der Geschlechtstiere.

a) Unter den **Vespidae** gibt es noch jetzt alle Übergänge von solitären Formen über Arten, bei denen sich zahlreiche normale Weibchen zu Kolonien zusammenscharen, zu typisch sozialen Formen.

Die Staaten der letzteren bestehen aus mehr oder weniger zahlreichen normalen Weibchen und aus befruchtungsunfähigen, höchstens männliche Eier hervorbringenden, aber ge-

flügelten Arbeiterinnen, denen sich zu gewissen Zeiten Männchen zugesellen. Die Bauten bestehen bei ihnen, wie bei manchen solitären Vespiden, aus zerkaute Pflanzenstoffen (Holzpapier), zahlreiche Brutzellen werden, mit der Mündung nach unten, zu Waben vereint und mit Eiern belegt, die Larven erhalten zerkaute Insekten als Futter. Verschieden ist die Form der Bauten und die Art der Staatengründung. Bei den einheimischen Vespinen z.B. haben die Staaten nur einjährige Dauer und werden von einzelnen überwinterten, befruchteten Weibchen gegründet, die als «Königinnen» die einzigen Eierlegerinnen des Staates bleiben. Die Waben werden übereinander in mehreren Stockwerken gebaut und, von einer gemeinsamen Hülle umgeben, frei oder in Hohlräumen verborgen aufgehängt (Fig. 263 a). Ausdauernde Staaten gibt es bei tropischen Vespiden, bei denen auch andersartige Bauten vorkommen.

b) Auch unter den **Apidae** gibt es zahlreiche solitäre Arten (S. 464); Staaten bilden nur die höherstehenden Gruppen, die Bombini (Hummeln), die Meliponini (stachellose Bienen) und die Apini (Honigbienen).

In den Staaten der **Apini** lebt neben zahlreichen geflügelten Arbeiterinnen, die in verschiedenen Altersstufen die einzelnen Arbeiten im Stock und außerhalb besorgen, (s. S. 144 und 145), stets nur ein fortpflanzungsfähiges ♀, die ebenfalls geflügelte Königin, die im Gegensatz zu den Vespinenweibchen von den Arbeiterinnen völlig abhängig ist und nur die Eiablage zu besorgen hat. Die Bauten bestehen aus Wachswaben, die senkrecht in irgendwelchen Hohlräumen oder, bei tropischen Arten, auch frei (Fig. 263 b) aufgehängt werden und deren Zellen in zwei voneinander abgekehrten Schichten angeordnet sind. Gleichmäßig groß und regelmäßig sechseckig sind die Zellen, die als Speicherstätten

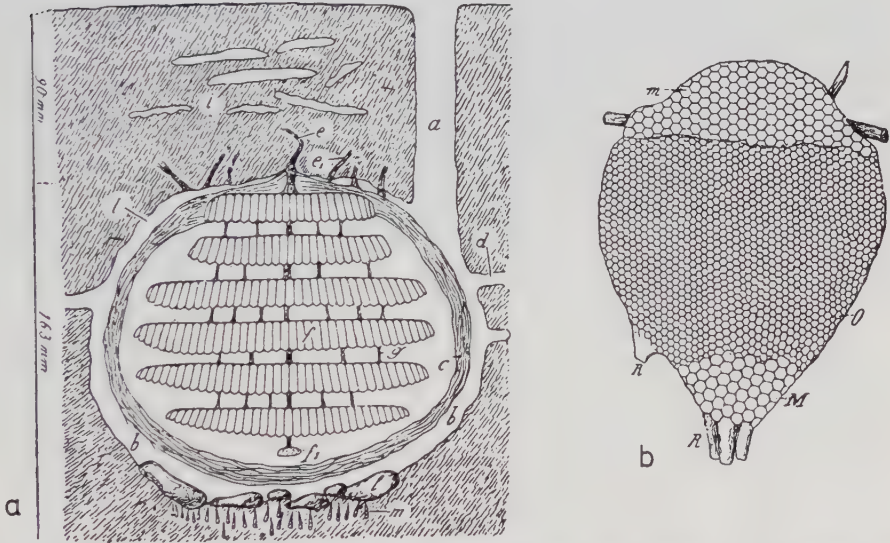
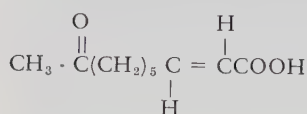


Fig. 263: Bauten sozialer Hymenopteren. a Schematischer Schnitt durch ein Erdnest von *Paravespula germanica*, b freihängende Wabe von *Apis florea* in Indien. (a nach JANET, b nach HANDLIRSCH).  
a = Nesteingang, b = gegrabene Höhle, c = Nesthülle aus Papiermasse, d = Nebengalerien, e, e<sub>1</sub> = Befestigung an der Decke, f, f<sub>1</sub> = Waben, g = Säulchen, i = Nest einer Ameise, l = Steinchen. In b) m = Honigzellen, R = Königinzellen, O = Arbeiterzellen, M = Drohnenzellen.

für Honig- und Pollenvorrat oder, mit je einem Ei belegt, zur Aufzucht von Arbeiterinnen dienen. Sechseckig, aber größer sind die Zellen, in denen Drohnen (♂) aufwachsen, groß und krugförmig sind die Weiselwiegen, die Königinnenzellen. Die Kopulation erfolgt bei einem Hochzeitsflug, der Spernavorrat muß für das ganze Leben der Königin ausreichen. Das begünstigte Männchen geht an der Kopula zugrunde, die übriggebliebenen Drohnen werden ausgewiesen, ausgehungert oder getötet (Drohnenschlacht). Zur Gründung eines neuen Staates verläßt die alte Königin, gefolgt von einem Teil der Arbeiterinnen den Stock, kurz bevor eine junge Königin ihre Zelle verläßt (Schwarm). Da immer mehrere Königinnen herangezogen werden, kann im Lauf des Sommers mehrmaliges Schwärmen stattfinden; den Winter überdauern die Bienen unserer Breiten im Stock (Temperaturregulation s. S. 430), wobei sie von aufgestapelten Vorräten zehren; im Frühjahr setzt die Sammel- und Fortpflanzungstätigkeit wieder ein. Daß sich die Eierstöcke der Arbeiterinnen bei Anwesenheit der Königin nicht entwickeln, wohl aber im weiselosen Volk, ist wie bei den Termiten auf ein Pheromon, die «Königinsubstanz», zurückzuführen, das von den Mandibulardrüsen der Bienenkönigin abgeschieden und von den Arbeiterinnen durch Belegen der Königin begierig aufgenommen und an andere Arbeiterinnen «schnäbelnd» weitergegeben wird. Diese Königinsubstanz ist die 9-Ketodenoinsäure



Auch sonst spielen Pheromone bei der Regulation des Lebens im Bienenstaat eine Rolle. So wird z.B. von den Flugbienen Geraniol, ein ungesättigter Alkohol, zur Markierung reicher Honigtracht ausgeschieden.

Während die Apinen ihre Larven fortlaufend füttern, haben die **Meliponini** die Brutfürsorge der solitären Bienen beibehalten, sie deckeln ihre aus Wachs bestehenden Brutzellen nach der Eiablage zu. Die Zellen öffnen sich nach oben und sind in horizontalen Wabenstockwerken vereint. Eine Wachshülle umgibt den ganzen Bau, der frei oder versteckt angelegt wird und in dessen Nachbarschaft besondere, zur Aufnahme von Pollen und Honig dienende Vorratsgefäße aus Wachs errichtet werden. Bei den Meliponini wird das als Baumaterial verwendete Wachs immer fast zur Hälfte mit Harz, Gummi, Holzmulm, Mist von Pflanzenfressern oder Lehm vermischt. Auch hier gibt es nur eine Königin; die Staatsgründung erfolgt durch Schwärme, doch verläßt hier die junge, nicht die alte Königin den Bau.

Die **Bombini** gleichen in vieler Beziehung den Vespinen; die Staaten sind, wenigstens bei den einheimischen Formen, einjährig und werden durch überwinternde Weibchen gegründet. Anfänglich entstehen aus den Eiern kleine Arbeiterinnen, später bilden sich bei reichlicherer Fütterung der Larven größere Hilfswieibchen, und im Herbst werden vollwertige Weibchen und Männchen aufgezogen. Nach der Kopulation gehen die letzteren zugrunde, die ersten überwintern. Die Bauten sind bei den Hummeln verhältnismäßig einfach, einzelne Zellen werden nicht angelegt, es werden vielmehr jeweils mehrere Eier in eine aus Wachs gebildete, mit Futter beschickte Brutkammer gelegt, die mit Wachs verschlossen, aber zwecks neuer Fütterung von Zeit zu Zeit geöffnet wird. Innerhalb dieser Kammern verpuppen sich die Larven in selbstgesponnenen Seidenkokons, die nach dem Schlüpfen als Vorratsbehälter für Honig verwendet werden können.

Das Wachs entstammt bei allen Apiden abdominalen Drüsenplatten (Fig. 86). Die Arbeiterinnen sind durchweg geflügelt.

c) Die größte Mannigfaltigkeit erreicht das Staatenleben bei den **Formicoidea** (Ameisen), unter denen keine solitären Formen vorkommen.



Die stets ausdauernden Ameisenstaaten werden entweder durch Teilung schon bestehender Staaten gegründet oder von einzelnen geflügelten Weibchen (Königinnen), die zu gewissen Zeiten zusammen mit geflügelten Männchen in großer Zahl zum Hochzeitsflug den Stock verlassen, kopulieren und, soweit sie nicht gleich den Männchen zugrunde gehen, unter Verlust der Flügel einen kleinen Bau errichten. Hier legen sie Eier ab und füttern die auskriechenden Larven mit ihrem Speichel. Die aus diesen Larven entstandenen, allerdings meist nur kümmerlichen Arbeiterinnen sind flügellos wie die Ameisenarbeiter überhaupt (Fig. 222, 223), sie übernehmen zugleich den Ausbau des Stocks und die Versorgung der weiteren Nachkommenschaft und der Königin. Da die Arbeiterinnen mancher Arten (z.B. *Dolichoderidae*) von den zur Zeit des Hochzeitsflugs ausschwärmenden Königinnen diejenigen der Flügel zu berauben und in den Bau zurückzuschleppen pflegen, die schon in nächster Nähe des Stocks kopulieren, und da bei anderen, z.B. bei *Anergates* (s. S. 486), die Königin ♀♀ und flügellose ♂♂ hervorbringt, die im Bau kopulieren, leben im Staat dieser polygynen Ameisen mehrere Königinnen nebeneinander, während die monogynen nur eine Königin behalten. Bei vielen Arten gibt es sogar mehrere Weibchenformen, auch ein Polymorphismus der Männchen kommt vor; der Polymorphismus der Arbeiterkaste wurde auf S. 382 schon erwähnt und hängt mit verschiedenartiger Tätigkeit der einzelnen Morphen zusammen. Die **Bauten** der Ameisen enthalten niemals Brutzellen für die einzelnen Larven, sind aber im übrigen außerordentlich mannigfaltig. Vom einfachsten, unter Steinen oder unterirdisch angelegten Erdnest gibt es alle Übergänge zum kombinierten Nest, dem typischen «Ameisenhaufen», der teils unter der Erde, teils oberirdisch aus verschiedenem Material, zumeist aus Pflanzenstoffen, errichtet wird (Fig. 243 a), und zu den rein oberirdisch auf Bäumen erbauten «Ameisengärten», von den Holznestern, die aus totem oder lebendem Holz ausgenagt werden, zu den Kartonnestern, die aus zernagtem, oft mit Erde gemischtem und mit dem Sekret der Mandibulardrüse verkittetem Holz hergestellt werden, von Bauten, die in irgendwelchen Hohlräumen angelegt werden, zu den in Höhlungen sog. Ameisenpflanzen (S. 506) hergestellten Nestern. Die Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*) verwenden sogar ihre spinnfähigen Larven als Weberschiffchen und vereinen mit Hilfe der Gespinstfäden Blätter zu einem Nest. Die tropischen Wanderameisen (*Dorylidae*) begnügen sich damit, vorübergehend in vorhandenen Höhlungen sich niederzulassen. Außerhalb der eigentlichen Nester können offene oder verdeckte Straßen nach Tochternestern, Jagdplätzen oder Läusekolonien (s. unten) geführt werden. Den **Winter** überdauern die Ameisen unserer Breiten, zur «Überwinterungstraube» zusammengedrängt, in Kältestarre in der Tiefe ihrer Nester, seltener in besonderen Überwinterungskammern oder -nestern. Auch Larven und Geschlechtstiere können überwintern. Die **Nahrung**, die von Arbeitern herbeigeschafft wird und mit der nicht nur die Larven, sondern auch die im Stock beschäftigten ausgewachsenen Tiere gefüttert werden, besteht im ursprünglichsten Fall aus zerkauten Insekten und anderen Kleintieren, ein Zeichen dafür, daß die Ameisen von grabwespenähnlichen Vorfahren abzuleiten sind. Viele Arten sind indessen zu Blattlaushonig als Nahrungsmittel übergegangen, andere bevorzugen pflanzliche Stoffe. Besonders bemerkenswert sind die Erntameisen (*Messor* u.a.), die sich einen Vorrat von Körnern anlegen und sie nach Bedarf in ungekeimtem oder gekeimtem Zustand verfüttern, und die Blattschneiderameisen (*Atta*), die in besonderen Pilzgärten bestimmte Pilze (*Rhizites* u.a.) auf einem aus zerkauten, in den Bau eingetragenen Blattstücken bestehenden Nährboden züchten. Aus dem Myzel wachsen die sog. Kohlrabi empor, eiweißreiche Körper, die den Tieren zur Nahrung dienen. Daß ihr Wachstum durch ein Allomon der Ameisen reguliert wird, wurde schon auf S. 88 näher ausgeführt. Bei Honigameisen (z.B. *Melophorus bagoti* u.a.m.) dienen Arbeiter, bis zur Physogastrie mit Honig gefüttert, als Vorratsflaschen (Honigtöpfe).

Nicht nur die Kastenentstehung, sondern auch das lange Zeit so rätselhafte gemeinsame Handeln der Individuen eines Insektenstaates wird durch Pheromone bewirkt, so z.B. die gemeinsamen Abwehrbewegungen der Termitensoldaten durch ein Alarmpheromon, das bei *Nasutitermes*-Soldaten in dem Sekret ihrer Kopfdrüse liegt, das gleichzeitig eine wirksame Waffe gegen angreifende Ameisen ist, indem es diese durch seine gummiartige

Beschaffenheit verschmiert und an der Bewegungsfähigkeit hindert. Eine mit diesem Sekret beschmierte Pinzettenspitze bewirkt in 1–2 cm Entfernung vor die Antennenspitze anderer Nasuti gebracht, daß sie alle ihr Kopfsekret ausspritzen. Noch deutlicher wird die Alarmpheromonwirkung bei solchen Arten, deren Stirndrüse so klein ist, daß ihr Sekret als Waffe nicht in Frage kommen kann. Hält man z.B. den Soldaten von *Drepanotermes rubriceps* einen mit ihrem orangeähnlich riechenden Kopfdrüsensekret getränkten Filterpapierstreifen 3 mm vor die Köpfe, so beginnen sie sofort auf vorgelegte weiße Keile wütend einzubeißen. Dieses Sekret besteht hier zu 83 bis 99% aus Limonen (1 bis 8% aus Terpinolen und 0 bis 8% aus  $\alpha$ -Phellandren) und bei den Soldaten von *Amitermes herbertensis* zu 98 bis 99% aus Terpinolen. Für die entsprechenden Arbeiter ist das Ausspritzen dieses Pheromons dagegen das Signal zur Flucht. Bei den Ameisen wird ein Alarmpheromon von den Mandibulardrüsen ausgeschieden. Für die Myrmicinae sind 3-Octanon und 4-Methyl-3-heptanon charakteristisch. Die Alarmpheromone zeigen bei den einzelnen Arten kleine chemische Unterschiede. So ist bei *Manica mutica* das Alarmpheromon nur Manicon (4,6-Dimethyl-4-octen-3-on) und bei *M. bradleyi* sind ihm noch 4-Methyl-3-hexanon und 3-Decanon zugemischt.

Die Zusammenarbeit beim Nestbauen der Termiten läßt sich durch die Ausscheidung eines spurbildenden Sekretes durch die Sternaldrüsen erklären, dem andere Individuen derselben Art nachlaufen. Es übt noch in einer Konzentration von 0,1 mg/ml eine anlockende Wirkung aus. Bei vielen Borkenkäfern hat man Aggregationspheromone gefunden, die eine Massenansammlung der Käfer bewirken. Einige davon, wie das Frontalin (aus dem nordamerikanischen *Dendroctonus frontalis*) kann man auch schon künstlich synthetisieren.

Weitere Einzelheiten, zumal die Verwicklungen, die im Staatsleben der Hautflügler durch Zusammenleben zahlreicher Fremdtiere mit den Stockinsassen entstehen, werden in den folgenden Abschnitten nachzutragen sein.

3.5.2.1.3.4. Ein weites Feld hat sich der Forschung durch die Entdeckung der **Sexualpheromone** erschlossen. Sie sind bei den Schmetterlingen z.B. oft lange Ketten ungesättigter primärer Alkohole oder deren Azetate, die in stärkster Verdünnung (wenige Moleküle pro Milliliter Luft) noch wahrgenommen werden, wodurch sich die Geschlechter auf weite Distanz (mehrere Kilometer) gegenseitig anlocken können. Die Sexualpheromone wirken also als Attractants. Oft werden sie nur von einem Geschlecht ausgeschieden, während das andere Geschlecht ein Pheromon bildet, das nur über kurze Entfernung (wenige Zentimeter) als Courtship-(Liebeswerbungs-)substanz wirkt.

Das erste Pheromon, das eingehender untersucht wurde, ist das von *Bombyx mori* gewonnene Bombycol (s. S. 270). Die Männchen von *Periplaneta americana* reagieren auf ein Quantum von 30 Molekülen des weiblichen Pheromons. Die Sexualpheromone sind geschlechtsspezifisch. So aktiviert das Pheromon des Weibchens bei *Tenebrio molitor* die Bewegungsaktivität des Männchens und macht es kopulationslustig, während umgekehrt das Pheromon des Männchens eine Ansammlung der Weibchen in der Nähe der Pheromonspender bewirkt. Normalerweise wirken die Sexualpheromone, die man bei sehr vielen Insekten in den letzten Jahren gefunden hat, artspezifisch. Bei den als Vorratsschädlinge wichtigen Motten *Ephestia cautella*, *E. kuehniella* und *Plodia interpunctella* wurde das gleiche Sexualpheromon (cis-9-trans-12-Tetradecadien-1-ylacetat) [der auch bei anderen, mit ihnen nicht verwandten Schmetterlingen (Noctuiden) gefunden wurde] isoliert, weshalb die Männchen auch auf den Lockstoff der andersartigen Weibchen reagieren, im freien Wahlversuch aber doch nur die eigenen Weibchen aufsuchen, wahrscheinlich deshalb, weil die Weibchen auch noch andere Duftstoffe absondern, worunter sich auch Blockierungssubstanzen (Inhibitoren) für artfremde Männchen befinden.

Die noch junge Pheromonforschung ermöglicht uns schon jetzt, einen tiefen Einblick in die innerartlichen Beziehungen der Insekten zueinander und gibt Hoffnung (vor allem, wenn die künstliche Herstellung der Pheromone glückt) auf die Ausarbeitung artspezifischer, und daher umweltschonender Schädlingsbekämpfungsmethoden (s. S. 548).

### 3.5.2.2. Beziehungen zu anderen Organismen (heterotypische Relationen)

Wie alle Tiere treten auch die Insekten mit anderen Organismen ihrer Umwelt in wechselseitige Beziehungen, die für sie günstig oder ungünstig und für den Partner gleichgültig, förderlich oder abträglich sein können. Dementsprechend hat man eine Systematisierung der Beziehungen versucht, wobei es sich allerdings zeigt, daß sich wie überall in der Biologie nicht alle Erscheinungen ohne gewisse Zugeständnisse in ein vom ordnenden Menschen aufgestelltes Schema einordnen lassen. Nach SCHWERDTFEGGER (1963) kann man die folgenden Formen heterotypischer Relationen unterscheiden, wobei hier immer nur das Insekt in den Vordergrund gestellt wird, während die Relationen natürlich für alle Tiere gelten.

Die nachfolgend gebrachte Gliederung der heterotypischen Relationen schließt natürlich diese zu allen Lebewesen ein. Aus Zweckmäßigkeitsgründen werden aber die Beziehungen der Insekten zu den Pflanzen und Mikroorganismen zusammenhängend behandelt. Hier wird nur ihre Einordnung erwähnt und auf nähere Ausführungen darüber durch eine Seitenangabe hingewiesen. Mit Beispielen zu den einzelnen Einteilungspunkten werden aber ausführlich behandelt:

#### 3.5.2.2.1. Die Beziehungen der Insekten zu anderen Tieren (in der Hauptsache anderen Insekten)

A) **Probiose** oder Nutznießung ist günstig für das Insekt und gleichgültig oder nur wenig abträglich für den Partner.

a) **Parökie**: ein Tier sucht zuweilen die Nachbarschaft eines anderen oder mehrerer auf, die ihm auf Grund ihres Verhaltens oder spezifischer Einrichtungen Schutz gegen Feinde zu gewähren vermögen.

Solche «heterotypischen Assoziationen» treten z.B. als Fraßgesellschaften (verschiedene Copeognathenarten an Baumstämmen mit Algenbewuchs, verschiedene Dungfresser oder Aasfresser in Mist oder in Tierleichen), als Wandergesellschaften (verschiedene Corixidenarten in Wanderzügen dieser Wasserwanzen), als Schlaf- oder Überwinterungsgesellschaften auf. Fraßgesellschaften können zu Nahrungskonkurrenz mit ihren schädigenden Folgen für die eine oder für beide beteiligten Arten führen.

b) **Entökie**: ein Insekt quartiert sich in der Niststätte oder Wohnung eines anderen ein, ohne diesem zu schaden oder zu nützen (z.B. Bienen- oder Wespennester in Erdbauten von Termiten), oder es lebt in den natürlichen Höhlungen von Pflanzen (z.B. Ameisenpflanzen, S. 506).

c) **Epökie**: ein Insekt siedelt sich auf dem Körper eines anderen Organismus an, ohne ihm zu schaden oder zu nützen (z.B. *Arixenia*, *Hemimerus*, Fig. 186 b, c und Mallophagen, Fig. 193, die von Verunreinigungen des Pelzes oder von Bestandteilen der Haut des Wirtes leben oder wie die Raupen des Zünslers *Bradypodicola* von Algen, die im Pelz des südamerikanischen Faultiers wachsen).



d) **Phoresie**: ein Insekt läßt sich von einem anderen Tier an eine andere Stelle transportieren (Vogelmallophagen durch Vogellausfliegen, Fig. 264a). Einen Übergang von Phoresie zu Epökie zeigen kotfressende Scarabacidae, z.B. Arten der Gattung *Canthon*, die sich im Fell von Affen, in der Nähe des Afters sitzend, herumtragen lassen, um sicher an frisch gelegten Kot zu gelangen. Einen Übergang zum Kommensalismus könnte man in den Triungulinuslarven sehen, den ersten Larvenstadien von Meloiden, die sich durch Insekten in deren Nester oder Eiablagen transportieren lassen, wo sie sich weiter entwickeln können. Auch die Braulidae (Bienenläuse) sind hierher zu rechnen, weil sie sich von den Bienen zur Eiablage in den Stock tragen lassen.

e) **Kommensalismus** oder **Mitessertum**: ein Insekt folgt einem anderen, weil bei dessen Ernährung etwas für es abfällt oder weil letzteres durch seine Ernährung den Nahrungserwerb für ersteres erleichtert (Springschwanz *Calobatinus*, der auf dem Kopf eines *Macrotermes*-Soldaten reitet und bei dessen Fütterung durch einen Arbeiter etwas Nahrung zu erhaschen sucht, Fig. 264b; sekundäre Vorratschädlinge, die Vorräte erst dann ernstlich schädigen können, wenn sie bereits von einem primären Schädling befallen sind). Einen Sonderfall stellen die in den Gallen anderer Gallwespen als Einmieter (Inquilinen) lebenden Gallwespengattungen (z.B. *Synergus*, in Eichen- und *Periclistus* in Rosengallen) dar. Die einen können sich im Gallplastem entwickeln ohne dem Gallenerreger selbst zu schaden, die anderen aber verdrängen ihn und bringen ihn zum Absterben.

B) **Symbiose**: sowohl das Insekt als auch sein Partner hat einen Vorteil von dem Zusammenleben.



Fig. 264: Beispiel für Phoresie (a) und Phoresie verbunden mit Kommensalismus (b). (Nach ROTSCHILD & CLAY 1952 und DELAMARE-DEBOUTTEVILLE 1948).

a Vogelleusfliege *Ornithomyia avicularia* mit drei Vogelmallophagen. b Springschwanz *Calobatinus grassei* in Reiterstellung auf dem Kopf eines Soldaten von *Macrotermes subhyalinus*.

a) **Allianz**: ein sehr loses, nur zeitweilig bestehendes Zusammenleben verschiedener Arten zu gemeinsamem Nutzen, worauf aber keiner der Partner angewiesen ist.

Hierher gehört z. B. das *Phylacobium*, ein Gastverhältnis, bei dem eine Art der anderen das Wohnen in ihrem Bau gestattet und dafür von ihr verteidigt wird (Ameisen der Gattung *Camponotus* in Termitenbauten).

b) **Mutualismus**: enge Beziehungen zweier verschiedener Organismen zueinander, die von großer, zuweilen entscheidender Bedeutung für die Existenz zumindest eines Partners sein können (Blütenbestäubung durch Insekten, S. 504; Verbreitung von Pflanzensamen mit einem fett- und eiweißreichen Anhang [Elaiosom] durch Ameisen; Trophobie, die Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Honigtau liefernden Blattläusen).

Es handelt sich hier also um einen Sonderfall des Lebens von tierischer Nahrung, wie er besonders ausdrucksvoll in dem bekannten Verhältnis zwischen vielen Ameisen auf der einen und gewissen Blattläusen, Schildläusen oder Zikaden (Membraciden) auf der anderen Seite auftritt. Die genannten Homopteren geben große Mengen zuckerhaltigen Kots von sich (Honigtau), der, ausgespritzt, von den Ameisen aufgeleckt oder, wo die Bindung zwischen den Partnern enger ist, den Homopteren von den Ameisen durch Be-trillern mit den Fühlern abverlangt wird. Bestimmte Blattlausarten (Arten der *Cinarini*, *Anuraphis farfarae*, *Stomaphis*-Arten) können sogar den Kot gar nicht mehr ausspritzen und sind daher ganz auf die Ameisen angewiesen, die sich bei solchen Arten von «Milch-kühen» nicht damit begnügen, einen Wächter in der Blattlauskolonie aufzustellen, wie sie das sonst wohl tun, sondern zu regelrechter Pflege übergehen, indem sie die Läuse mit Gewölben aus Fremdstoffen überdachen, ihre Wintereier in tiefegelegenen Teilen der Bauten unterbringen und die im Frühjahr auskriechenden Larven an die Nährpflanzen tragen, in kalten Nächten aber wieder in den Bau zurückschaffen. Manche Wurzelläuse werden sogar dauernd im Bau, in unterirdischen «Läuseställen» gehalten. Diese sorgfältige Wartung wird besonders dann wohl verständlich, wenn Ameisenarten auf den Blattlauskot als einzige Nahrung angewiesen sind und die beiden Partner, wie das z. B. bei *Stomaphis* und *Lasius brunneus* der Fall ist, ohne einander nicht bestehen können.

Dieses führt zu der noch stärkeren Bindung der beteiligten Organismen aneinander, wie sie z. B. in der Entosymbiose vorliegt (siehe unter c und S. 508).

Die angeführten Fälle, die sich in ähnlicher Form in dem Verhältnis zwischen Schildläusen und gewissen tropischen Käfern, und in den Beziehungen zwischen Termiten und Termitenwanzen der Gattung *Termitaphis* wiederholen, leiten zu dem Symphylum über, einem Gastverhältnis, dessen Nutzen für die Wirtsart allerdings zweifelhafter Natur ist, denn die Gäste erschleichen hier durch die Darbietung eines narkotischen Hautsekrets bei einem staatenbildenden Insekt Nahrung und Unterkunft, Pflege und das Recht zu Mord und Brutraub. Dieses führt zu einer besonderen Form der Episitie. Da bei der **Termitophilie und Myrmekophilie** (Termiten- bzw. Ameisenfreundschaft) die Beziehungen der Tiere zueinander gleitend sind, lassen sie sich nicht in die hier aufgeführten Kategorien einordnen, ohne das Verständnis der Erscheinung zu erschweren. Eine Besprechung des Gastverhältnisses bei staatenbildenden Insekten soll daher hier im Zusammenhang eingeschoben werden.

Die Termiten- und Ameisengäste werden nach öko-ethologischen Gesichtspunkten eingeteilt in

1. **Zufallsgäste**, die aus der Umgebung durch zufällige Öffnungen in das Nestinnere gelangen können. Sie können Räuber, Detritus-, Kot- und bei pilzzüchtenden Arten auch Pilzfresser sein, die sich vollkommen unabhängig vom Wirt in seinem Nest ernähren.

2. Bevorzugende Gäste können ähnlich leben, kommen aber regelmäßig im Nest vor, aber ohne vollkommen vom Wirt abhängig zu sein; denn sie können auch bei seiner Abwesenheit ausnahmsweise ihr Leben fristen.

3. Die obligatorischen Kommensalen sind immer auf den Wirt angewiesen. Ihre Evolution läuft häufig parallel zur Evolution ihrer Wirte. Dazu gehören Synöken, die in ihrer Ernährung als Detritus-, Pilz- oder Pflanzenfresser ganz an die Ernährung ihres Wirtes gebunden sind und außerhalb des Nestes nicht leben können, Synechthren oder feindlich verfolgte Einmieter, die von den Wirten, deren Brut sie fressen, verfolgt werden, aber durch eine Schutz- oder Trutztracht, meistens harte, glatte Panzer, die den Körper mit seinen Anhängen überdachen, davor geschützt sind, und Symphilen, die «echten Gäste», die von den Wirten gepflegt, gefüttert und in manchen Fällen aufgezogen werden, obwohl sie ähnlich wie die Synechthren zum Schaden ihrer Wirte leben. Die Bindung an ihren Wirt ist so stark, daß sie mitziehen, wenn ein Volk sein Nest wechselt. Bei ihnen treten besondere Anpassungserscheinungen auf, Lockdrüsen, die bei den Käfern meist mit Büscheln von Trichomen verbunden sind (Fig. 265, Tr, H), auch häufig Physogastrie und Zwittertum. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Käfer, besonders bestimmte Staphlinidentriben (Fig. 266), Paussiden, *Claviger*-Arten (Fig. 265a), Buckelfliegen (Phoridae, Termitoxeniidae, Fig. 160). Dazu kommen noch Schmetterlingsraupen, so die der Bläulinge (Lycaenidae), die in Ameisenkolonien hausen.

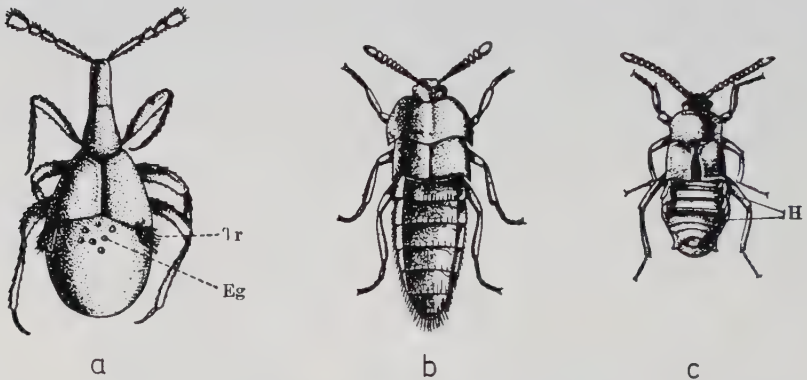


Fig. 265: Myrmekophile Käfer, die von Ameisen geduldet und gepflegt werden. (Nach GOETSCH 1940).

a *Claviger*, b *Dinarda dentata*, c *Atemeles pubicollis*. H und Tr = Trichome (Haarbüschel), bei deren Berühren Drüsengruben (Eg), die von den Ameisen begehrten Sekrete abscheiden.

c) Symbiose im engeren Sinne: beide Partner sind aufeinander angewiesen und dauernd oder zeitweilig miteinander räumlich verbunden. Hierher gehören vor allem die Fälle der Symbiontrophagie, wobei die symbiontischen Beziehungen vorwiegend oder ausschließlich der Ernährung wenigstens dem einen Partner oder beiden dienen. Bei den Insekten handelt es sich dabei um ihr Zusammenleben mit Pilzen, die von ihnen als Nährsubstrat für ihre Larven ausgesät und oft auch kultiviert werden (Ektosymbiosen von Termiten, Blattschneiderameisen, Holzwespen und verschiedenen Käferfamilien), oder mit Mikroorganismen in ihrem Darmtraktus, in Myzetozyten oder Myzetomen, die deren Ernährung ermöglichen, außerhalb der Insekten aber nicht leben können (s. S. 508).





Fig. 266: **Termitophile Staphyliniden** (Corotocina) mit stark angeschwollenem (physogastrischem) Hinterleib. (Nach SEEVERS 1957 und KISTER 1968).

a *Termitopullus*, b *Corotoca*, c *Coatonochthodes*, Gäste bei Nasutitermitinae.

C) **Antibiose** oder Widersachertum: einer von zwei Partnern schädigt den andern.

a) **Episitie** oder Räubertum: der eine Partner frisst den andern auf. Es ist dieses neben dem Allesfressertum, wie es etwa die Schaben zeigen, wahrscheinlich die ursprünglichste Ernährungsform der Insekten. Die verschiedenen unter den Räubern vorkommenden Lebensformtypen, die lauernenden Räuber, die Pirschjäger, die Flugjäger, Schwimmjäger, Gleitjäger usw. wurden auf S. 416 bereits besprochen, auch das Vorkommen von Formen, die ihre Beute in Fallgruben fangen, wurde schon erwähnt (Fig. 240). Selbstgesponnene Fangnetze verwenden gewisse Trichopterenlarven. Die Mundwerkzeuge sind entweder beißend oder zu Saugzangen umgebildet (Dytisciden-, Planipennierlarven) oder stechend-saugend, wie bei den räuberischen Wanzen, Thysanopteren und Dipteren. Im letzteren Fall kommt oft ein Giftspeichel vor, der die Beute lähmt oder tötet, bei Aasfressern aber fehlt (*Hydrometra*).

Eine besondere Form der Episitie ist die Synechtrie, worauf bereits oben bei Besprechung der Termitophilie und Myrmekophilie eingegangen wurde (s. S. 482). Einen Hinweis darauf wie sie aus einfachem Räubertum entstanden sein kann, geben freilebende Holoptilinae (Fig. 267), deren abnorm stark behaarte Hintertibien ein Sekret abgeben, das Ameisen anlockt, die es begierig aufsaugen und davon betäubt werden, worauf sie von den Wanzen mühelos ausgesaugt werden können.

b) **Parasitismus** oder Parasitie: ein kleinerer Partner lebt von der Körpersubstanz eines größeren, ohne ihn zu töten. Der Parasit ist dabei allerdings auch oft in Abhängigkeit von seinem Wirt geraten.

α) **Blutsaugende Parasiten** an Warmblütern haben sich offenbar meist aus räuberischen Formen mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen entwickelt. Das gilt z.B. einwandfrei von den Cimiciden (Bettwanze u.a.) sowie von den ihnen verwandten Triatominen (blutsaugende Arten der Reduviiden) und wahrscheinlich von den blutsaugenden Culiciden, den Bremsen und anderen Nematoceren bzw. Brachyceren, den Flöhen usw. Ein Gegenbeispiel bilden die Stechfliegen (*Stomoxys*, *Glossina*) und die Pupiparen, die von Saftleckern abzuleiten sind, und die Anopluren, die anscheinend wie die Elefantenlaus mit ihrem eigenartigen Stechapparat (S. 337) von mallophagen- und damit von copeognathen-ähnlichen Vorfahren ab-

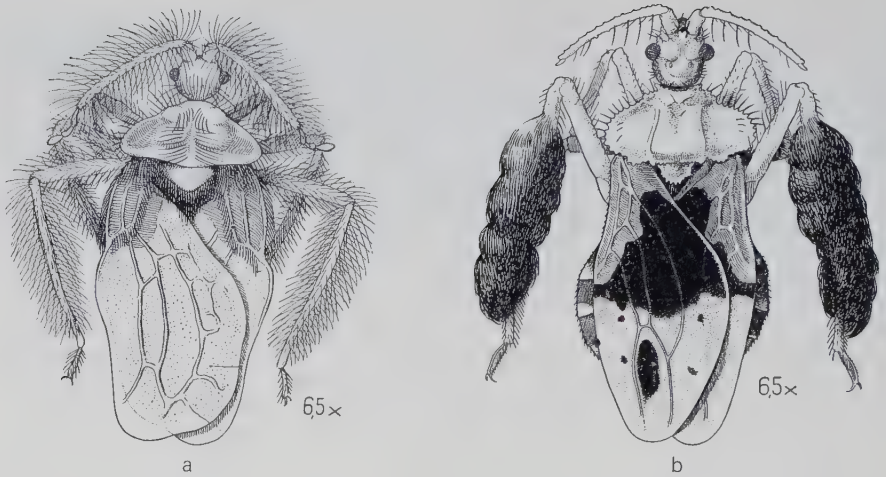


Fig. 267: Mit Lockdrüsen verbundene Behaarung der Hintertibien bei zwei Vertretern der Holoptilinae (Reduviidae).

a *Ptilocerus ochraceus* (Sumatra), b *Ptilocnemis lemur* (Australien, Victoria).

stammen, also von Formen mit kauenden Mundteilen. In diesem wie in manchem anderen Fall scheinen aus harmlosen Mitbewohnern tierischer Bauten Parasiten geworden zu sein.

Die Blutsauger können mehr oder weniger eng und dauernd mit ihren Wirten in Verbindung treten. Alle stechenden Dipteren mit Ausnahme der Pupiparen und einzelner anderer Formen suchen den Wirt nur zur Nahrungsaufnahme auf, angezogen von seiner Körperwärme, von dem ausgeatmeten CO<sub>2</sub> und von Duftstoffen der Haut, und genauso verhalten sich die Cimiciden, die ihre Wirte allerdings nicht anfliegen, sondern beklettern. Wie leicht dieser vorübergehende, temporäre zum stationären Parasitismus wird, zeigen die nächsten Verwandten der Cimiciden, die tropische Fledermäuse bewohnenden Polyceteniden (Fig. 238a), die, vivipar wie sie sind, auch das Fortpflanzungsgeschäft auf dem Wirt erledigen. Vivipar (pupipar) sind auch die meist stationär parasitischen Hippobosciden, die vor allem auf Vögeln und Huftieren, die Nycteribiiden und Strebliden (Fig. 236), die hauptsächlich an Fledermäusen schmarotzen, sowie *Hemimerus* (S. 323). Übergänge zum stationären Parasitismus zeigen auch die nur als Imagines blutsaugenden oviparen Flöhe (s. S. 409), unter denen es Arten gibt, deren ♀♀ mit eingesenktem Stechborstenbündel festsitzen. Zu einem unvollkommenen Entparasitismus gelangen die ♀♀ anderer Flöhe (*Tunga*, s. S. 409, Fig. 153) und die Streblide *Ascodipteron*, die in die Haut des Wirts einsinken und unförmig anschwellen, während die beweglich bleibenden Ektoparasiten andere Besonderheiten im Körperbau zeigen, die bereits auf S. 414 unter dem Namen Schneepflügeltyp, Laufklettertyp, Klammerklettertyp, Hangelklettertyp und Hautläufertyp besprochen wurden.

Zwischen dem Parasiten und seinem Wirtstier können enge physiologische Bindungen bestehen, wie am Kaninchenfloh *Spilopsyllus cuniculi* festgestellt wurde. Die Flöhe können nur dann geschlechtsreif werden, wenn sie an einem trächtigen Kaninchenweibchen Blut gesaugt haben. Für die Reifung ihrer Geschlechtszellen ist der Hormonspiegel im Blut ihres Wirtstieres ausschlaggebend. Die größte Bedeutung haben dabei die Kortikoide, deren Ausschüttung aus der Nebennierenrinde unter dem Einfluß des adrenokortikotropen Hormons des Hypophysenvorderlappens erfolgt. Dazu kommen aber wohl auch noch

andere Hormone (wahrscheinlich das Hypophysenhormon Thyroxin und das Follikelhormon). Zur Begattung wandern die Flöhe auf die neugeborenen Kaninchen ab, deren Blut einen besonders hohen Kortikosteroidspiegel hat, um dort vorher noch zu saugen.

β) Der **Entoparasitismus** entwickelt sich, wie die zahlreichen, gelegentlich oder regelmäßig parasitischen Fliegenmaden zeigen, oft aus Aasfressertum und kann von hier aus zum Schmarotzen in der Haut (Dasselfliegen) oder im Nasenrachensraum (Rachenbremsen) oder im Magen (Magenbremse des Pferdes) führen.

Bei all diesen Formen (Oestriden und Gasterophiliden) lebt nur die Larve parasitisch, die Eier werden von den Fliegenweibchen an die Haare des Wirts (Fig. 256 d) geklebt oder in dessen Nasenöffnung gespritzt oder an Pflanzenteile gelegt, mit denen sie gefressen werden.

Bei den typisch entoparasitischen **Strepsipteren** (s. S. 372), deren Parasitismus in seiner Entstehung ungeklärt ist, springt die Junglarve den Wirt an und bohrt sich in ihn ein. Dieser Fall leitet zu dem bei Insekten sehr häufigen Ekto- und Entoparasitismus über, der, meist an anderen Insekten, zuweilen auch an Angehörigen anderer Arthropodengruppen ausgeübt, einen Sonderfall der Brutfürsorge darstellt.

γ) In der Regel handelt es sich bei diesen Formen, die sich vor allem unter den Terebrantes (Schlupfwespen und manche Gallwespen), aber auch unter den Dipteren, z. B. bei manchen Cecidomyiidae und bei den zu den Cylorrhaphen gehörigen Tachinidae (Raupenfliegen) finden, um **Raubparasiten**, denn die parasitischen Larven, die von außen den Wirt besaugen oder in seinem Innern zunächst von Blut und Fett leben, töten schließlich fast immer den Wirt, indem sie seine lebenswichtigen Organe angreifen. Nur selten bleibt es bei parasitärer Kastration, die auch bei den Wirten der Strepsipteren vorkommt.

Die Raubparasiten leben an oder in Eiern, Jugendstadien oder ausgewachsenen Tieren der Wirtsart, sie sind zwar meist nicht streng auf eine Art beschränkt, aber doch nur selten wirklich polyphag im weiteren Sinne. Die **Dipteren** begnügen sich regelmäßig damit, ihre oft schon weit entwickelten Eier außen an das Opfer oder in dessen Nähe abzulegen, und überlassen es den Junglarven, sich in den Wirt einzubohren. Man darf daher wohl annehmen, daß es sich hier einfach um einen Sonderfall des Räubertums handelt. Dasselbe gilt wohl von den raubparasitischen **Hautflüglern**, die ihre Eier allerdings in der Regel mittels ihres Legestachels dem Opfer in den Leib bohren oder sie wenigstens an der Haut festheften. Dabei können die Eier einzeln oder zu mehreren abgelegt werden, und es entwickeln sich im ersten Fall öfters durch Polyembryonie (S. 262) mehrere Larven aus einem Ei, die im Wirt friedlich zusammenleben. Auch Besonderheiten der Embryonalentwicklung (totale Furchung, S. 181; Trophamnionbildung, S. 192) sind hier häufig festzustellen und stehen im Zusammenhang mit der ungewöhnlich erleichterten Nahrungszufuhr, die sich auch in atypischer Metamorphose (protopode Junglarven, S. 218), in starker Reduktion der Mundwerkzeuge und des ganzen Kopfes zu äußern pflegt. Erschwert ist dagegen der Gewinn des nötigen Sauerstoffs, der bei den Schlupfwespenlarven vielfach durch Hautatmung dem Wirtsblut entzogen, zuweilen aber auch dem Tracheensystem des Wirts oder, besonders bei Tachinidae, der Außenluft entnommen wird. In dieser wie in anderer Hinsicht besteht bei den Raubparasiten größte Vielgestaltigkeit.

Im allgemeinen sind die Schlupfwespen Entoparasiten, die freilebende, aber auch aquatische und versteckt lebende Wirte angreifen. Selbst Minierer in Holz oder anderen Pflanzenteilen werden nicht verschont, sondern können von spezialisierten Formen durch dicke Schichten ihrer schützenden Hülle hindurch angestochen werden. Erstaunlich ist dabei die Sicherheit, mit der der Wirt gefunden und getroffen wird, die Sicherheit, mit der vielfach bereits parasitierte Tiere vermieden und mit der in anderen Fällen bereits von



einem bestimmten Parasiten heimgesuchte Individuen herausgefunden werden. Im letzteren Fall lebt dann die Larve als Hyperparasit ekto- oder entoparasitisch an dem Primärparasiten, der samt seinem Wirt schließlich getötet wird.

Als Raubektoparasiten kann man allenfalls auch die Spheciden und Pompiliden betrachten, da ihre Larven gelähmte, aber nicht getötete Tiere auffressen (S. 465).

δ) Betrachtet man die Tierstaaten als Individuen höherer Ordnung, so kann man den bereits oben erwähnten Fall der Symphylie nebst einigen noch nicht erwähnten «Gastverhältnissen» als Staats- oder Sozialparasitismus in den Begriff Parasitismus einbeziehen.

**Sklavenraub** kommt bei manchen Ameisen vor, die regelmäßig Puppen aus Ameisenstaaten anderer Art rauben, aus denen sie Hilfsarbeiter zur Aufzucht der eigenen Brut ziehen. In besonderen Fällen, z.B. bei den Amazonenameisen (*Polyergus*), sind die Sklavenräuber mit säbelförmigen Mandibeln bewehrt, daher zur Nahrungsverarbeitung ungeeignet und ganz auf die Sklaven angewiesen, die ihrerseits in so große Abhängigkeit vom Sklavenräuber geraten, daß z.B. bei *Strongylognathus huberi*, der aus *Tetramorium*-Kolonien Sklaven raubt, diese später sogar an den Raubzügen gegen ihre eigenen Artgenossen teilnehmen. Noch weiter ist die für die Sklavenvölker verderbliche Abhängigkeit bei den *Anergates*-Arten getrieben, die überhaupt keine eigenen Arbeiter mehr hervorbringen, sondern in Ameisenstaaten der Gattung *Tetramorium* eindringen, deren Arbeiter daraufhin ihre eigenen Geschlechtstiere umbringen und nun, zum Aussterben verurteilt, den Eindringlingen dienstbar sind. Das *Anergates*-♀ schwillt in ähnlicher Weise wie eine Termitenkönigin an und bringt geflügelte ♀♀ und flügellose ♂♂ hervor, die im Wirtsbau kopulieren. Die ♀♀ können nach dem Aussterben der Wirtsarbeiter neue Wirtsbauten heimsuchen. Das ♀ von *Teleutomyrmex schneideri* dringt ebenfalls in *Tetramorium*-Nester ein, doch bleibt hier die Wirtskönigin am Leben, ebenso wie in dem Fall der in *Tetramorium*-Kolonien parasitierenden Art *Strongylognathus testaceus*, die aber selbst noch einige Arbeiter hervorbringt, ebenso wie *Epimyrma stumperi*, die bei *Leptothorax acervorum* parasitiert und deren Königin durch Würgen an der Kehle tötet. *Epimyrma goesswaldi* und *vandeli* töten ihre Wirtskönigin durch Genickbisse, *vandeli* bringt keine eigenen Arbeiter hervor. In all diesen Fällen von *vollkommenem Sozialparasitismus* werden die Gäste von den Wirtsameisen ohne Gegenwehr geduldet, im Gegensatz zu den zahlreichen Raubgästen, die von den Ameisen verfolgt werden (viele Käfer). Zum Staatsparasitismus leiten auch Fälle der **Diebesvergesellschaftung** (Kleptoparasitismus) über, wie z.B. der der Bienenläuse, deren Larven sich in Brutzellen von Bienen einbohren und dort von Futtermitteln leben, ohne die Bienen zu stören. Beim **Brutparasitismus** dagegen, der von den Larven vieler Hymenopteren (Chrysididen, Mutillidae, Schmarotzerbienen und -hummeln) und gewisser Käfer (Meloidae, *Metoecus*) bei Hymenopteren ausgeübt wird, lebt die Larve des Gasts in den Brutzellen des Wirts entweder nur von den Nahrungsvorräten und unterdrückt dabei die Wirtslarve (*Nomada*), oder sie frißt zuerst das Ei oder die Larve des Wirts und dann den Nahrungsvorrat (*Chrysis*, Meloidae), oder sie lebt als Raubektoparasit an der Wirtslarve (Mutillidae bei Hummeln), oder sie lebt nacheinander ento- und raubektoparasitisch an dieser (*Metoecus* bei Wespen). Bei den genannten Hymenopteren wird das Ei des Parasiten vom ♀ im Wirtsbau untergebracht, bei den Käfern dagegen läßt sich die mit dreiklauigen Sprungklammerbeinen versehene Junglarve (Triungulinuslarve) von den Wirtsbienen oder -wespen in den Stock tragen.

c) Pathogenie: Mikroorganismen siedeln sich im Insektenkörper an und schädigen ihn, ohne ihn sofort abzutöten. Durch ihre Vermehrung kann ein erkranktes Insekt wieder andere mit den Mikroorganismen infizieren. Es entsteht eine Infektionskrankheit (Polyedrosen, Bakteriosen usw. S. 488).

Wegen ihrer Bedeutung für die Praxis seien hier anhangsweise noch je ein besonderes Kapitel über die Feinde der Insekten und die Bedeutung der Insekten als Krankheitsüberträger angefügt.

#### 3.5.2.2.1.1. *Tierische Feinde der Insekten*

Üben die im vorstehenden genannten räuberischen und parasitischen Insekten einen lebens- oder wenigstens vermehrungshemmenden Einfluß auf ihre Opfer aus, der sich mehr oder weniger stark bemerkbar machen kann, je nach der Gefräßigkeit, der Vermehrungsziffer und dem Grad der Spezialisierung des Räubers oder Parasiten, so werden andererseits die Insekten selbst von zahlreichen Feinden in entsprechender Weise ungünstig beeinflusst. Außer den zahlreichen schon erwähnten Insekten, die ihresgleichen angreifen, kommen als **räuberische Verfolger der Insekten** hauptsächlich Vögel, Fledermäuse, Spitzmäuse und andere Insectivoren, Reptilien, Amphibien (Frösche), Skorpione und Spinnen in Betracht.

Wirklich bedeutsam, auch vom wirtschaftlichen Gesichtspunkt aus, für die Einschränkung der Massenvermehrung schädlicher Insektenarten (S. 548), sind unter ihnen, von den Insekten selbst abgesehen, nur die Vögel, deren Bedeutung als Flurpolizei von der Vogelschutzbewegung nicht zu Unrecht betont, wenn auch vielfach stark übertrieben wird. Es kommt hier, wie bei den Räubern überhaupt, auf so viele Faktoren, auf die besonderen Gewohnheiten der Nahrungssuche der einzelnen Vogelart, auf die dadurch oder anders bedingte größere oder kleinere Spezialisierung in der Auswahl der Nahrungsobjekte, auf den bei den Vögeln allerdings sehr großen Nahrungsbedarf usw. an, daß ein allgemeingültiges Urteil nicht gefällt werden kann.

Ähnliches gilt auch von den tierischen **Parasiten** der Insekten, unter denen neben gewissen Würmern, vor allem Nematoden (Filarien, Gordiiden u. a.) und Acanthocephalen, die in erwachsenem Zustand oder als Larven in der Leibeshöhle der Wirte leben und vielfach parasitäre Kastration verursachen, hauptsächlich Protozoen aus den Gruppen der Amöbinen (*Endamoeba blattae* z. B.), der Flagellaten (Trypanosomatidae in der Chritidien- und Leptomonasform) und der Sporozoen in Betracht kommen.

Viele von diesen sind nicht wirtswechselnd, z. B. die bei Insekten äußerst häufigen Gregarinen und die Microsporidien unter den Sporozoen, unter welchen letzteren es Erreger wichtiger Insektenseuchen gibt (*Nosema apis*, der Erreger der «Ruhr» der Honigbiene, *Nosema bombycis*, der Erreger der Pebrine der Seidenraupen).

#### 3.5.2.2.1.2. *Insekten als Krankheitsüberträger*

Wichtiger sind indessen die wirtswechselnden Arten, da sie z. T. auf Haustiere und auf den Menschen übertragen werden können. Neben manchen Würmern (Acanthocephalen, gewisse Bandwürmer), die als Larven in Insekten (z. B. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* in Engerlingen) leben und mit diesen in den Darm des Hauptwirts (des Schweins) gelangen, spielen praktisch besonders diejenigen Kleinformen von Parasiten eine Rolle, die von blutsaugenden Insekten, in deren Organismus sie bei echter «biologischer» Übertragung eine Vermehrung durchmachen und infektionsfähig werden, auf Warmblüter übergeimpft werden.

Hierher gehören gewisse Filarien und die Malariaerreger (*Plasmodium* und andere Hämosporidien), die von Culiciden übertragen werden, die Trypanosomen, die durch Stechfliegen der Gattung *Glossina* übertragen, Erreger der Naganaseuche der Huftiere und der Schlafkrankheit der Menschen sind usw. Näheres hierüber wie über die Bedeutung der

Insekten als Verschlepper und Überträger von Bakteriosen und Viruskrankheiten des Menschen (asiatische Pest und Pestfloh, Flecktyphus und Kleiderlaus sind Beispiele) entnehme man den einschlägigen Lehrbüchern (MARTINI oder WEYER & ZUMPT).

Auch die nicht geringe Bedeutung gewisser **Insekten als Überträger von Pflanzenkrankheiten** soll hier nur kurz erwähnt werden.

Auch hier handelt es sich z. T. um Bakteriosen oder Pilzkrankheiten, die von Käfern (z.B. *Graphium ulmi*, der Erreger des Ulmensterbens, von Borkenkäfern) oder von Fliegenmaden (Schwarzbeinigkeit der Kartoffel) übertragen oder verschleppt (Mutterkornpilz) werden, zum größeren Teil aber um Viruskrankheiten gleich der Kräuselkrankheit der Rübe, die von der Wanze *Piesma quadrata*, oder der Blattrollkrankheit der Baumwolle (Nigeria), die durch Aleurodinen der Gattung *Bemisia* übertragen werden. Homopteren (Blattläuse und Zikaden) mit ihren stechenden Mundwerkzeugen spielen bei der Übertragung pflanzlicher Viruskrankheiten die Hauptrolle.

#### 3.5.2.2.2. Beziehungen zu pflanzlichen Lebewesen

##### 3.5.2.2.2.1. Pflanzen als Insektenfeinde

3.5.2.2.2.1.1. Den **fleischfressenden höheren Pflanzen**, die Einrichtungen zum Fangen, Festhalten und Verdauen von Kleintieren besitzen, fallen zwar hauptsächlich Insekten zum Opfer, doch spielen sie für die Populationsbewegungen der Insekten nur eine Nebenrolle.

3.5.2.2.2.1.2. Als **Parasiten** leben in Insekten zahlreiche Bakterien und echte Pilze (Myzetophyten). Sie dringen in den Körper von Insekten ein und können, wenn sie nicht durch dessen Abwehrkräfte unschädlich gemacht (S. 509) oder gar in den Dienst des Insekts gestellt werden (S. 508), Krankheiten verursachen, die nicht selten zum Tode des befallenen Tiers und zur Ansteckung weiterer Individuen führen. Die Vermehrungsziffer einer Art kann dadurch in erheblicher Weise beeinflusst werden.

a) Beispiele für **Bakteriosen** (Bakterienkrankheiten) sind die Formen der Faulbrut der Bienenvölker, die von *Bacillus larvae* bzw. *Streptococcus pluton*, weiteren ähnlichen Streptococcen und *Achromobacter eurydice* hervorgerufen werden und die befallenen Larven in unförmige gelbbraune Massen verwandeln. Auch bei der Schlauffsucht, die zahlreiche Raupen befällt, und die z.B. bei der Mehlmottenraupe von *Bacillus thuringiensis* hervorgerufen wird, bräunt sich der Inhalt des schlaff werdenden Raupenkörpers und verjaucht schließlich. Dieser *Bacillus* ist auch für viele andere Schädlinge pathogen, weshalb seine Sporen als biologisches Bekämpfungsmittel verwendet werden. Bakterienähnliche Mikroorganismen sind auch die Rickettsien, da sie 2 Nukleinsäuren besitzen. Zu ihnen gehören unter anderen auch die Erreger des Fleckfiebers (*Rickettsia prowazekii*) und ähnlicher Fiebererkrankungen beim Menschen, deren Entwicklungszyklen zum Teil in der Kleiderlaus verlaufen.

b) **Mykosen** (Pilzkrankheiten) werden bei Insekten vor allem von den Entomophthoraceen unter den Phycomyceten (Algenpilzen) und von Schlauchpilzen (Ascomyceten) und Fungi imperfecti unter den echten Pilzen (Eumyceten) verursacht.

Ein Beispiel für eine Entomophthoracee ist *Empusa muscae*, die vor allem im Herbst Stubenfliegen tötet. Aus den myzeldurchsetzten Körpern der Opfer wachsen Fruchträger, die bei Befuchtung Konidien abschleudern und andere Fliegen anstecken. Dauersporen ermöglichen die Überwinterung. Beispiele für Eumyceten sind die Pyrenomyceten, deren Myzel die befallenen Tiere prall ausstopft (mumifiziert) und schließlich umfangreiche Fruchtkörper austreibt (*Cordyceps militaris* auf Raupen des Kiefernspinners), und die Laboulbeniaceen, die ihre Wirte allerdings nicht töten (*Stigmatomyces baeri* auf



Stubenfliegen). Große wirtschaftliche Bedeutung erlangte *Beauveria bassiana* als Erreger der Muscardine (Kalksucht) der Seidenraupe, wodurch die Seidenraupenzüchter in Italien und Frankreich oft große Verluste erlitten haben.

3.5.2.2.1.3. **Virosen** (Viruskrankheiten) kommen bei den Insekten häufig vor und verlaufen oft mit tödlichem Ausgang. Besonders wichtig, da zu den bedeutendsten populationsbegrenzenden Faktoren gehörig, sind die Polyöderkrankheiten (Polyödrosen), die namentlich bei forstschädlichen Schmetterlingen untersucht sind.

Sie werden von zwei Familien der Arthropodophagales<sup>1</sup> hervorgerufen, die sich durch den Besitz einer verschiedenen Nukleinsäure unterscheiden. Die zu den Nucleophilales gehörenden Polydraceae sind Kernpolyöderviren und besitzen nur DNS, während die Smithiaceae zu den Plasmaphilales, den Plasmampolyöderviren gezählt werden und an Stelle der DNS nur RNS enthalten. Ein Beispiel für erstere bildet die von *Borellinavirus efficiens* erzeugte Wipfelkrankheit der Nonnenraupen, wobei die erkrankten Raupen die Baumwipfel erklettern und dort in einer charakteristischen mit dem Kopf nach unten hängenden Stellung verenden. Die Polyödrosen werden gekennzeichnet durch das Auftreten polyöderförmiger Körper in den Zellen und im Blut der kranken Raupen. Die Polyöder sind Eiweißkristalle, die die bilateralsymmetrischen, stäbchenförmigen Viren einschließen (Fig. 268). Ihr Axillarfilament ist DNS-haltig. Die Virus-DNS induziert im Kernbereich, besonders dem Euchromatin, der Wirtszelle die Synthese von Virus-DNS, die nach Erreichung eines bestimmten Sättigungsgrades neue Virusstäbchen bildet, die sich besonders in den jungen Raupen rasch vermehren. Wenn die Zelle des Wirtes von ihnen zerstört ist, gelangen sie in die Leibeshöhle, die sie überschwemmen und dadurch den Tod des Wirtes herbeiführen. Alte Raupen sind widerstandsfähiger. In Puppen stockt die Virusvermehrung. Imagines, die aus solchen Puppen stammen, sind äußerlich gesund, infizieren aber die Oberfläche ihrer Eier, wodurch sich die Jungraupen beim Durchfressen der Eischale anstecken. Außerdem wird das Virus auch durch das Ei selbst übertragen. Die Krankheit

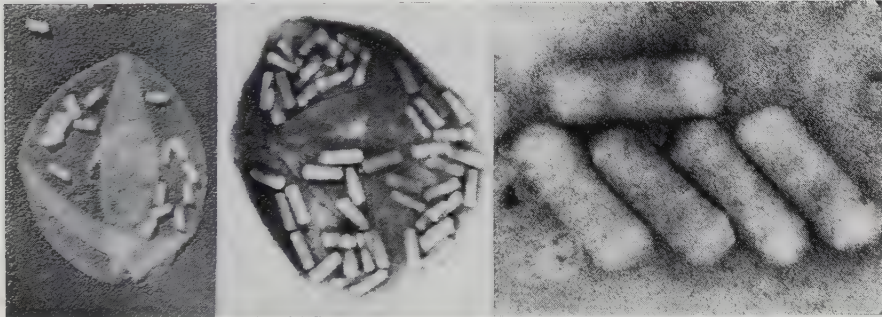


Fig. 268: Kernpolyeder aus dem Blut der Raupe von *Malacosoma neustria* im Elektronenmikroskop.

a die den Polyeder umschließende Membran nach Kalilaugebehandlung (Vergr. 10000 ×),  
b Polyeder mit den eingeschlossenen stabförmigen Viruskörpern (Vergr. 20000 ×),  
c Virusbündel aus einem Polyeder (Vergr. 80000 ×). Jedes einzelne Virus wird von 2 Membranen umschlossen, die innere Membran umgibt den Viruskörper, die äußere Entwicklungsmembran das ganze Virusbündel. Durchmesser der Polyeder 0,9–2,8  $\mu$ , des Virusstäbchens 25 m $\mu$ , Länge des Virusstäbchens 250 m $\mu$ . (Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen stellte Herr M.B.PONSEN, Laboratory of Virology, Wageningen zur Verfügung).

<sup>1</sup>) Nach dem klassischen, jetzt überholt geltenden System der Viren von HOLMES (1948) in der Erweiterung von KRIEG (1961). Es erscheint für unsere Zwecke klarer als die neueren vorgeschlagenen Systeme, über deren Anwendung noch keine Einigung besteht (KRIEG 1973).

kann dann latent bleiben, aber unter veränderten Bedingungen, z.B. nach Futterwechsel, zum Ausbruch kommen. Auch bei den Smithiaceae ist das sphärische Virus von einem Eiweißpolyeder eingeschlossen. Es enthält nur RNS und wird im morphologischen Bereich der Mitteldarmepithelzellen der Raupen gebildet. Wenn die Zellen zerstört sind gelangen die Zytoplasmapolyeder in den Darm und gehen mit dem Kot ab. Sie bleiben weiter infektiös. Da die Darmzellen zerstört werden, verhungern die Raupen. Die zu den Arthropodophilaes gehörenden Zoovectales vermehren sich außer in blutsaugenden Insekten (und Milben) auch in Warmblütern und die Phytovectales außer in pflanzensaftsaugenden Arthropoden (Zikaden, Blattläuse) in Pflanzen, hauptsächlich Angiospermen. Sie haben also einen Wirtswechsel und rufen in den Arthropoden keine pathologischen Veränderungen hervor, während sie bei den anderen Wirten Krankheiten verursachen (S. 488).

#### 3.5.2.2.2. Insekten als Ausbeuter von Pflanzen

Neben den zahlreichen Insektenarten (vor allem Larven), die von toter pflanzlicher Substanz, von Faulstoffen (Fliegenmaden), von Mulm (viele Käferlarven), geschlagenem und verarbeitetem Holz u. dgl. leben, gibt es eine Unzahl von Insekten, die lebende Pflanzen ausnützen, sei es, daß sie an ihnen lediglich Eier ablegen, sei es, daß sie Teile von ihnen als Schlupfwinkel oder zur Herstellung ihrer Bauten verwenden oder verarbeiten (s. unter Brutfürsorge und -pflege), sei es, daß ihnen lebende Pflanzen oder Pflanzenteile als Nahrung dienen.

3.5.2.2.2.1. **Pflanzliche Mikroorganismen** des Wassers werden neben tierischen von manchen Trichopteren-, den Libelluliden- und Culicidenlarven mit Hilfe von Fangnetzen bzw. besonders gestalteten Mundwerkzeugen gefangen, ein- und mehrzellige **Algen** von den Corixiden mit ihren eigenartig entwickelten Vorderbeinen und Mundwerkzeugen (Fig. 199c) herangeschafft und verarbeitet, **Pilze** werden von vielen Käfer- und Dipterenlarven (s. z.B. Mycetophiliden) gefressen, von gewissen Wanzen (z.B. Aradiden) besogen.

3.5.2.2.2.2. Vor allem aber sind es **höhere Pflanzen**, die in der verschiedensten Weise von Insekten und ihren Larven als Nahrungsobjekte ausgenützt werden.

3.5.2.2.2.2.1. **Insekten mit kauenden Mundwerkzeugen** können Pflanzenteile von außen her bearbeiten oder minierend in sie eindringen.

#### A) Formen des Insektenfraßes an Blättern

1. Schabefraß. Larven, die aus auf dem Blatt abgelegten Eiern schlüpfen, benagen die Blattfläche nur oberflächlich, ohne daß das Mesophyll vollständig zerstört wird.
2. Fensterfraß. Insekten mit kräftigen Kiefern nagen von einer Seite her das Blattgewebe vollständig weg, so daß nur noch die farblose Epidermis der gegenüberliegenden Seite stehenbleibt. Die Blattnerven werden ebenfalls nicht verletzt.
3. Skelettierfraß. Schreitet der Fraß noch weiter fort, so wird auch die Epidermis restlos entfernt und mitunter auch die feinsten Blattnerven etwas verletzt.
4. Lochfraß (Fig. 269a). Es werden Löcher in die Blattspreite gefressen ohne Rücksicht auf die feineren Blattnerven. Die Hauptnerven werden allerdings in der Regel verschont. Die Größe der Löcher ist je nach Größe des fressenden Insekts verschieden. Ihre Form ist meistens unregelmäßig, hat aber auch mitunter bestimmte Gestalt. So hinterlassen z.B. die Larven der Blattwespe *Hemichroa crocea* auf Erlenblättern zwischen den Seitenrippen regelmäßig angeordnete schriftzeichenartige Fraßfiguren (Fig. 269b). Kleine Insekten, z.B. Erdflöhe durchlöchern die Blattspreite siebartig. Gleichgroße, in einer Reihe geordnete, runde Löcher in der Spreite der Buchenblätter rühren vom Reifungsfraß des Buchenspringgrüblers *Rhynchaenus fagi* her, der die in der Knospe zusammengefalteten Blätter durchbohrt hat. Die Lochreihen erscheinen erst nach dem Entfalten der Blätter.



Fig. 269: Beispiele für Löcher- und Ankerfraß.

a Löcherfraß der jungen, b, c Ankerfraß der älteren Raupe von *Lymantria monacha* (Nonne) an Buche, d stehengebliebene Rippen und Blattreste an einem Buchenzweig, die Ergänzungsstücke zu b und c darstellen; e schriftzeichenartiger Lochfraß der Larve der Blattwespe *Hemichroa crocea* an *Alnus glutinosa*. (a-d nach NITSCHKE, e nach WEIDNER).

5. Scharfenfraß. Viele große Insekten befressen die Blätter, besonders auch die Nadeln der Koniferen, vom Rand her. Es entstehen Scharfen.

6. Ankerfraß (Fig. 269c, d) ist davon ein Spezialfall. Besonders ältere Nonnenraupen verursachen ihn. Die Blattspreite wird unter Schonung der Mittelrippe von der Basis her befressen, ein ankerförmiger Spitzenteil des Blattes bleibt stehen, bzw. wird später durch Durchbeißen der Mittelrippe abgeworfen.

7. Kahlfraß (Fig. 269e). Die Blätter werden bis auf die Mittelrippe und Reste der stärkeren Seitenrippen restlos aufgefressen.

Von jungen Insektenlarven, die gemeinsam aus einem Eigelege geschlüpft sind, wird gemeinsam gefressen und dadurch ein flächenhaftes Fraßbild geschaffen. Große Insekten-



larven und Imagines wechseln beim Fraß häufig das Blatt. Zwischen fast festsitzender Lebensweise auf einem Blatt bis zu freiem Herumvagabundieren gibt es alle Übergänge.

8. Blattminierer. Besonders artcharakteristisch sind die Fraßgänge die gewisse Insektenlarven im Blatt anlegen. Sie sind gleichsam Innenparasiten des Blattes. Diese Fraßgänge verlaufen in den Gewebeschichten oder nur in einer der Gewebeschichten des Blattes unter Schonung der oberen und unteren Epidermis oder wenigstens ihrer Außenwände, die den durch den Fraß entstandenen Hohlraum von der Außenwelt abschließen. Einen solchen Hohlraum im Blatt, der für die Insektenlarve sowohl Fraß- als auch Wohnraum bildet, nennt man Mine (*Hyponom*), wenn sie sich im Blatt befindet speziell Blattmine (*Phyllonom*). Nach ihrer Lage im Gewebe teilt man die Minen ein in

1. epidermale Minen (Fig. 270a). Sie verlaufen nur in der Epidermis unter Schonung der Kutikula. (Beim Schabefraß wird außer der Epidermis auch die Kutikula verzehrt.) Im auffallenden Licht ist die Mine gut sichtbar, im durchscheinenden verschwindet sie vollständig. Je nachdem die Mine in der Epidermis der Unter- oder Oberseite des Blattes liegt, spricht man von einer unter- und oberseitigen epidermalen Mine.

2. parenchymale Minen. Sie liegen entweder nur im Palisaden- oder Schwammparenchym. Im ersten Fall ist es eine oberseitige Mine (Fig. 270b), die im auffallenden Licht nur von der Oberseite her zu sehen ist, im zweiten Fall eine unterseitige Mine (Fig. 270c), die entsprechend im auffallenden Licht nur von der Unterseite her zu sehen ist. Im durchfallenden Licht erscheinen beide grün und heben sich etwas heller von ihrer Umgebung ab. Beidseitige Minen (Fig. 270d) liegen im Palisaden- und Schwammparenchym, wobei alles Blattgrün zerstört wird. Sie sind daher durchsichtig, glasig-weißlich bis bräunlich getrübt. (Die Epidermis der Ober- und Unterseite ist geschont, daher nicht mit Fensterfraß zu verwechseln!) Minen, die weder die Palisaden- noch die Schwammparenchym-schicht vollständig zerstören, nennt man interparenchymale Minen. Sie sind durch eine gelb-grüne Farbe ausgezeichnet. Ein Spezialfall sind die gefleckten Minen. Ihre Erzeuger zerstören die eine Parenchymschicht nur unvollständig, so daß die Mine auf einer Seite gefleckt oder marmoriert erscheint.

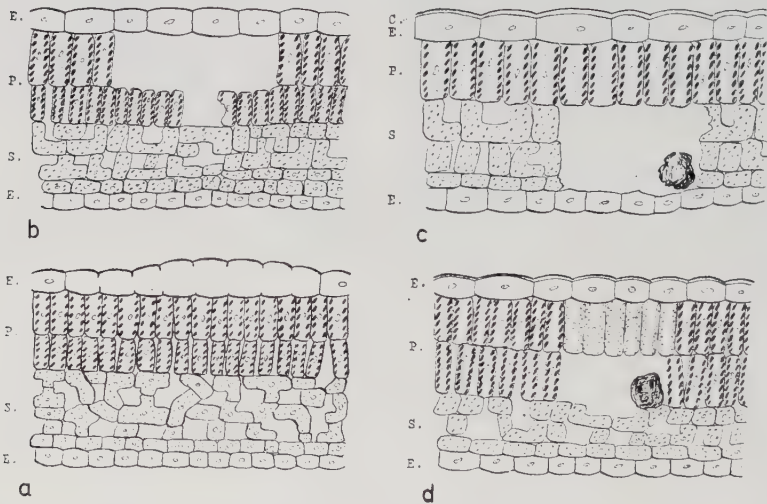


Fig. 270: Querschnitte durch verschiedene Minenformen.

a epidermale, b oberseitige, c unterseitige, d beidseitige Mine. E = obere bzw. untere Epidermis, P = Palisaden-, S = Schwammparenchym. (Nach HERING 1951).

Nach ihrer horizontalen Ausdehnung und ihrer Form kann man zwei Haupttypen von Minen unterscheiden: Gangmine (*Ophionom*) und Platzmine (*Stigmatonom*). Beide Typen können auch miteinander kombiniert sein zu einer Gangplatzmine (*Ophistigmatonom*). Von allen drei Minentypen gibt es verschiedene Spezialformen.

1. Die Gangmine (Fig. 271a) beginnt von der Eiablagestelle mit einem schmalen Gang, der oft gerade verlaufend, oft sich windend, doch nie so, daß er sich kreuzt, mit dem zunehmenden Wachstum der Insektenlarve allmählich breiter wird, aber nicht viel breiter als die Larve selbst. Die Windungen des Ganges können zuerst schneckenhausähnlich spiralförmig aufgerollt (Schneckenmine, *Heliconom*) (Fig. 271b) oder eng aneinandergelegt wie die Schlingen eines Darmes sein (darmförmig gewundenen Gangmine, *Visceronom*) (Fig. 271c). Frißt die Larve von einem Gang aus mehrere Seitengänge nach beiden Richtungen, so entsteht eine Sternmine (*Asteronom*) (Fig. 271d).

2. Eine Platzmine (Fig. 271e) entsteht, wenn die Larve von Anfang an nach verschiedenen Richtungen hin frißt. Sie kann dies tun, indem sie rund herum um ihren Standort das Gewebe frißt oder indem sie einen kurzen Gang in einer Richtung anlegt, dann umkehrt und einen zweiten Gang in der entgegengesetzten Richtung frißt, so dicht an den ersten gelegt, daß keine Wand zwischen beiden stehenbleibt. Durch Aneinanderfügen vieler solcher Gänge entsteht dann schließlich die Platzmine, in der primäre und sekundäre Fraßspuren bei starker Vergrößerung zu erkennen sind, die ein fischgrätenartiges Muster bilden. – Ein Sonderfall der Platzmine ist die Blasenmine (*Physonom*), bei der sich der Minenhohlraum mit Flüssigkeit gefüllt hat, die aus dem angebissenen Gewebe ausfließt und sich schließlich in solcher Menge ansammelt, daß die Mine blasenförmig aufgetrieben wird. Unter Umständen können diese Minen recht groß werden, wie die, welche in Mexiko von mehreren Raupen der Hesperiiide *Aegiale* (*Acentrocne*) *hesperiaris* gemeinsam in den Blättern von *Agave americana* gefressen werden. Die Blasenminen, auf deren Flüssigkeit die Raupen schwimmen, werden in Mexiko gesammelt und als eine Art Nationalspeise unter dem Namen «gusano» auf dem Markt verkauft. Aus den ausgeschlürften Minen fertigen die Indianer Beutel an, deren Wand die Epidermis des Blattes bildet. – Ein weiterer Sonderfall der Platzmine ist die Faltenmine (*Ptychonom*). Sie kommt dadurch zustande, daß der ausgefressene Hohlraum von der Larve – es handelt sich hierbei um Schmetterlingsraupen – mit einem Gespinst, oft schon vor der Verpuppung, ausgekleidet wird. Durch dieses Gespinst wird die Wand der Mine oft in eine oder mehrere Falten zusammengezogen. Dies kann so stark sein, daß ein Stück vom Blattrand umge-

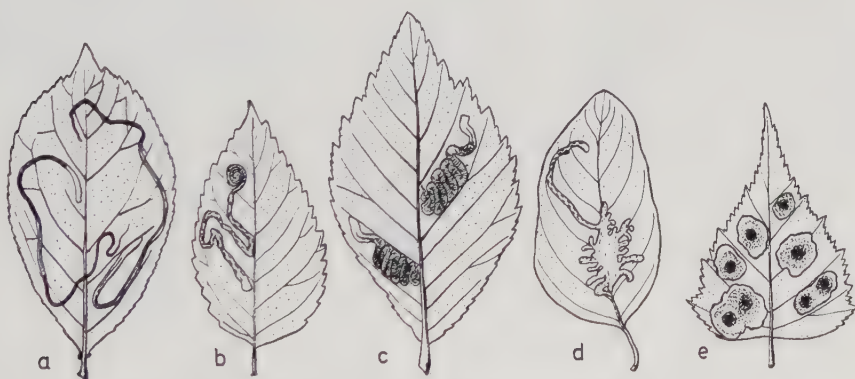


Fig. 271: Verschiedene Minenformen. a–d Gangminen, e Platzmine.

a *Ophionom* (*Lyonetia clerkella*), b *Heliconom* (*Liriomyza eupatorii*), c *Visceronom* (*Stigmella viscerella*), d *Asteronom* (*Phytomyza xylostei*), e *Stigmatonom* (*Stigmella argentipedella*). Beachte auch die Kotlinien in den Minen. (Nach HERING 1951).

klappt wird. – Wenn Platzminen die ganze Fläche des Blattes erfüllen, was bei kleinblättrigen Pflanzen oder bei Insektenlarven, die gemeinsam eine Platzmine anlegen, der Fall sein kann, spricht man von einem *Pantonom*.

3. Bei den Gangplatzminen kann der Anteil des Ganges und des Platzes sehr verschieden groß sein. Oft ist der Gang nur sehr kurz und wird bisweilen fast vollständig von dem Platz überdeckt. In anderen Fällen ist der Gang gut ausgebildet und der Platz nur schwach entwickelt.

Auch die Form der in der Mine erfolgten Kotablagerung, ihre Struktur (zusammenhängend oder in einzelnen Körnern aufgelöst, die in Halbbogen- oder Zickzacklinien angeordnet sind) und Farbe (grün, schwarz oder rotbraun) sind wichtige Hilfsmittel für die Bestimmung der Erzeugerart.

Im allgemeinen bedeuten die Miniergänge im Parenchym keine allzu große Schädigung des Blattes. Der Flüssigkeitsverlust ist nur minimal, da ja die vor Verdunstung schützende Epidermis unverletzt bleibt und die Minierer Gefäßbündel verschonen. In ganz jungen, noch sehr unentwickelten Blättern können oberseitige Minen durch Umbildung vorhandener Zellen und durch Teilung von Palisadenzellen wieder ausgefüllt werden. In häufigeren Fällen, besonders beim Minieren in der Mittelrippe, werden vom Schwammparenchym Wundkalluszellen gebildet, die besonders dünnwandig, reich an Plasma, aber arm an Chlorophyll sind. Dieses Wundgewebe bildet sich auch bei anderen Verletzungen aus. In manchen Fällen kann es, wenn seine Bildung erst einmal angeregt ist, stark wuchern und die Epidermis nach außen pressen und vorwölben. Dabei kann es dem Minierer mitunter gefährlich werden. So kann die Kallusbildung z.B. die in die Mittelrippe von Cruciferen abgelegten Eier des kleinen gefleckten Kohltriebrüßlers *Ceuthorrhynchus quadridens* zerdrücken, wenn sich in ihnen der Embryo nicht rasch genug entwickelt. In anderen Fällen machen sich die Minierer diese Kallusbildung zunutze, indem sie in ihr fressen. Es kommt so z.B. bei den Minen der Minierfliege *Liriomyza strigata* auf den Mittelrippen der Blätter von *Carduus*, *Crepis* u.a. Korbblütlern oder bei denen einer anderen Minierfliege (*Phytomyza crepidocecis*) in der Basis der Mittelrippe von *Crepis biennis* zu einer Art Übergang von der Mine zur Galle.

Die Minierlarven schädigen durch Verletzen der Gefäßbündel immer dann das Blatt stark, wenn es noch jung ist. Verkrümmung oder Verkrüppelung der Blattspitze, asymmetrisches Wachstum und teilweise Vergilbung der Blattfläche, Ausbildung von Anthocyanen (infolge Anreicherung der in dem durch den Minengang geringelten Blattabschnitt gebildeten plastischen Aufbaustoffen Zucker und Stärke) und dadurch hervorgerufene Rot- oder Blaufärbung der Minen und ihrer Umgebung sind die Folge der durch Anschneiden der Leitbündel bedingten verminderten Wasserzufuhr. Bei ausgebildeten Blättern sind solche Zerstörungen der Leitbündel nicht mehr so folgenschwer. Eine ganz besonders merkwürdige Erscheinung, die Bildung grüner Inseln in der Basis herbstlich brauner, abgefallener Buchen-, Pappel- und Birkenblätter durch die Raupen von Zwergmotten (*Nepticula*) hängt bis zu einem gewissen Grad mit den von der zuerst im Blattstiel lebenden Raupe angeschnittenen Leitbündel zusammen. Es ist nämlich normalerweise immer dasjenige, das den Blattgrund versorgt. Durch seinen Saftstrom werden von der Raupe hauptsächlich im September in ihren Labialdrüsen gebildete Cytokinine, die Kallusbildung anregende Pflanzenhormone, in den Blattgrund gebracht, die dessen Zellen am Leben erhalten, auch wenn das Blatt abgefallen und in seinen übrigen Partien abgestorben ist. Im abgefallenen Blatt miniert dann die Raupe in dieser mit



Cytokinen angereicherten grünen Insel, die Nährstoffe aus dem umgebenden Gewebe anzieht, anhäuft und erhält, wenn sie das übrige Blatt bereits verloren hat. Sie ermöglichen so der Raupe eine lange und späte Entwicklung.

Minierer sind nur Insektenlarven mit beißenden Mundgliedmaßen, also die Larven von Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren (Blattwespen) und Dipteren. Die Eier werden an die Blattfläche geklebt oder ins Blattgewebe versenkt. Die Larven fressen sich durch die Eischale an der Seite, wo sie am Blatt befestigt ist, und dringen von da in das Gewebe ein. Die meisten Minerer sind permanent, d.h. sie bringen ihre ganze Fraßperiode in der Mine zu, andere, besonders Schmetterlinge, fressen nur während ihrer frühen Larvenzeit in einer Mine, während sie später in Blattwickeln usw. leben (temporäre Minerer). Änderung der Minenform bei zusammengesetzten Minen fällt mit einer Häutung zusammen. Temporäre Minerer haben orthognathe, permanente prognathe Kopfform (Fig. 272). In den Minen häuten sich die Larven wie ihre freilebenden Verwandten. Die Verpuppung erfolgt in oder außerhalb der Mine. Im letzteren Fall fressen sich die Larven aus ihr heraus und suchen zur Verpuppung die Erde oder Rindenrisse u. dgl. auf. Manche fressen innerhalb ihrer Mine eine besondere Verpuppungsmine, in der Käferlarven, Raupen und Blattwespenlarven vielfach noch einen Kokon spinnen. Bei den Agromyziden durchdringen die beiden vorderen Atemröhren des Pupariums die Epidermis. Viele Arten machen sich entweder nur aus der oberen Epidermis oder aus einem Blattstückchen von der Dicke des ganzen Blattes, das sie heraus-schneiden, einen linsenförmigen Puppenkokon. Mit ihm, der zu Boden fällt, können sie sich durch Lageveränderung fortbewegen und für die Puppenruhe geeignete Verstecke aufsuchen. Bei uns haben die Minerer gewöhnlich 2 Generationen, von denen die Entwicklung der zweiten langsamer vor sich geht, da die Verpuppung in der Regel erst nach der Überwinterung stattfindet. Dabei zeigen die beiden Generationen Unterschiede im Fraßbild, die durch den Zustand der Blätter bedingt werden. Dieselbe Art erzeugt in den dünnen, hellgrünen Frühjahrsblättern lange Minen, in den dicken, dunklen Herbstblättern derselben Pflanze kurze.

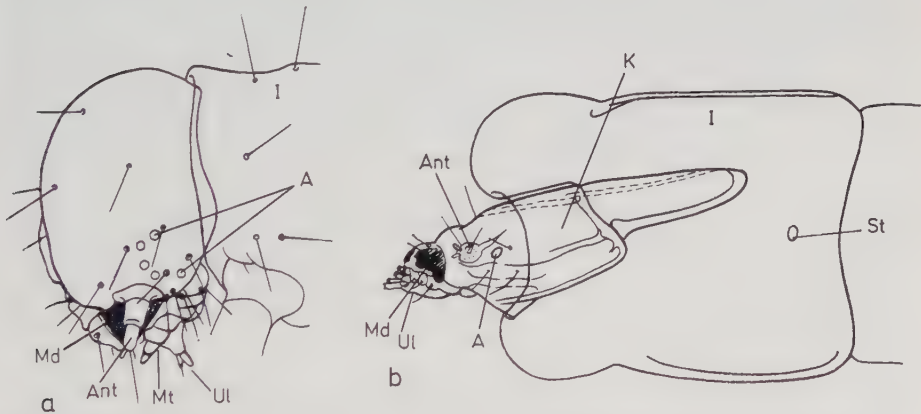


Fig. 272: Kopfstellung einer das Blatt von außen befüßenden (a) und einer minierenden Raupe (b).

Bei der Minierraupe ist der Kopf (K) in den Prothorax eingezogen (I). A = Punktaugen, Ant = Fühler, Md = Mandibeln, MT = Maxillartaster, Ul = Unterlippe, ST = Stigma.

In Stengeln können die Minierer sich auf das Mark beschränken, in verholzten Teilen können sie in der toten Rinde, im lebenden Rindengewebe oder im Splint bleiben, oder sie dringen in das Holz selbst vor. In allen Fällen, auch beim Minieren in Wurzeln, Knollen, Zwiebeln, Früchten (Fig. 273) oder Samen werden die verschiedensten Fraßbilder erzeugt, je nach der Art des Vorgehens des Minierers. Die meisten minierenden Formen sind Larven von Hymenopteren, Lepidopteren, Coleopteren und Dipteren, die regelmäßig ihre Larvenzeit und gewöhnlich auch noch die Puppenruhe innerhalb der Mine verbringen. Sie sind meist nur mit Beinstummeln versehen oder fußlos, haben aber oft Stempfpolster, Stemmbohrsen oder -zapfen, die die Fortbewegung in den Minengängen erleichtern. Die Mundwerkzeuge sind meist wohlentwickelt und prognath (Fig. 272b), die Kopfkapsel ist oft einziehbar oder sonstwie umgestaltet. Seltener stellen Imagines Minen her, wie z.B. gewisse holzbewohnende Ameisen und Termiten oder die Borkenkäfer, deren ♀♀ in Abständen Eier in einem Fraßgang ablegen, von dem aus sich dann die Larven Gänge graben und so kennzeichnende Fraßbilder von oft großer Regelmäßigkeit herstellen (Fig. 259). Die Holzbewohner unter den Borkenkäfern sind allerdings Beispiele dafür, daß Minieren im Holz nicht immer mit Holzfraß gleichbedeutend ist (S. 464).

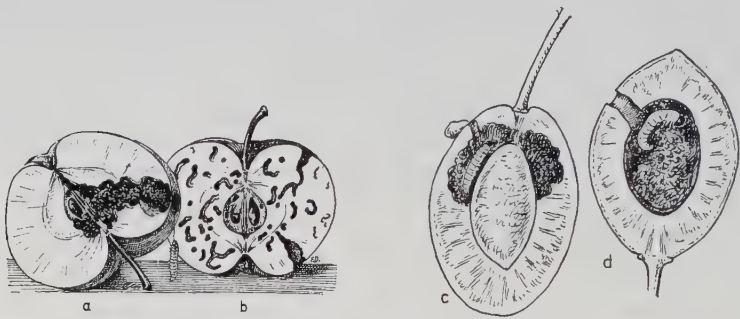


Fig. 273: Fraßgänge von Insektenlarven in Früchten.

a von *Laspeyresia pomonella* (gewöhnlich nur ein durchs Fruchtfleisch des Apfels vom Kelch ins Kerngehäuse führender, teilweise mit feuchtem, krümeligem Kot gefüllter Gang, der immer breiter werdend, quer durchs Fruchtfleisch wieder hinausführt), b von *Argyresthia conjugella* (zahlreiche Gänge durchziehen das Fruchtfleisch, sie kommen von einem größeren Hohlraum her, der direkt unter der Schale um das Einbohrloch gefressen wurde), c von *Hoplocampa* (von der Afterraupe wird der Kern und das umgebende Fruchtfleisch der Pflaume gefressen), d von *Grapholitha funebrana* (die Raupe frisst das Fruchtfleisch um den Kern in älteren Pflaumen). a = Obstmade (= Apfelwickler), b = Ebereschensmotte, c = Pflaumensägwespe, d = Pflaumenwickler. (Aus DIEHL-WEIDNER 1938).

3.5.2.2.2.2.2. Insekten mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen, wie sie die pflanzenfressenden Thysanopteren, Wanzen und Homopteren darstellen, greifen die Pflanze stets von außen, und zwar in erster Linie an nicht verholzten Teilen an und können höchstens dann als Minierer erscheinen, wenn sie vom Pflanzengewebe überwallt und umwachsen werden.

Unter ihnen gibt es alle Übergänge zwischen freibeweglichen Formen (Zikaden, Wanzen) und stationären Parasiten, die wenigstens im weiblichen Geschlecht flügel- und beinlos (Diaspididen und andere Coccinen, S. 352) oder doch flügellos sind (alle Coccinen-♀♀, viele Blattläuse, S. 358). Ausnützung der zeitweise an der Pflanze sehr günstigen Ernährungsbedingungen durch Viviparie und Parthenogenese ist sehr häufig (Blatt- und Schildläuse, S. 280 ff.).

Je nach dem Gewebe der Pflanzen, das zum Saugen angestochen wird, werden zwei Gruppen unterschieden:

1. Zellplasmaauger (Zellsaftschlürfen), die Epidermis-, Schwammparenchym- oder Pallisadenparenchymzellen anstechen und deren Inhalt aussaugen, und

2. Saftauger, die die Gefäßbündel anstechen, um in erster Linie den assimilatführenden Siebröhrensaft zu erreichen, aber auf dem Weg dahin auch das übrige Gewebe, das von ihnen durchdrungen werden muß, schädigen können. Bei der Betrachtung dieser Schäden ist zu beachten, daß vom Insekt nicht nur der Pflanze Nährstoffe entzogen werden, sondern daß auch von ihm beim Saugakt Speichel in die Pflanze abgegeben wird, der eine Giftwirkung hat, die zu schweren physiologischen Störungen der Pflanze führt, die ihrerseits wieder auf die Insekten wirken.

a) Zu den Zellplasmaaugern gehören in erster Linie phytophage Wanzen, die meisten Arten der Zikadenfamilie Typhlocyidae, gewisse Blattläuse, besonders die gallenbildenden Arten, und Fransenflügler.

Durch das Saugen der Blindwanze (*Miridae*) *Plesiocoris rugicollis* (Fig. 274b) an Blättern des Apfelbaumes entstehen an der Saugstelle durch nekrotisches Gewebe rote oder braune Flecke bzw., wenn dieses ausfällt, Löcher. Außerdem bleiben sie klein und verkümmern. Angestochene Triebe zeigen oft starken Saftfluß und sind später besonders frostempfindlich. Es können sich auch viele, rasch abfallende Seitentriebe bilden («Krähenfüße»). Die jungen Äpfel werden normalerweise nur befallen, wenn ihr Durchmesser unter 2,5 cm liegt. Durch das Sekret der Speicheldrüsen werden die Zellwände aufgequollen und dann aufgelöst. Der durch das Saugen entstandene, durch Tanninausfällungen dunkel umgrenzte Hohlraum wird von einem durch eine Art Kambiumwachstum entstandenen Schutzgewebe von dem gesunden Gewebe abgetrennt. Das Kambium erzeugt dann auch ein Ausgleichsgewebe, das den Hohlraum allmählich ausfüllt. Bei älteren Äpfeln wachsen die Parenchymzellen zu Zellfäden aus, die das Füllgewebe bilden. Da die Einstichstellen nicht mehr weiter wachsen, quillt das übrige Gewebe des Apfels über sie hervor. Es entstehen so beulig aussehende Früchte (Fig. 274a). Außerdem reißen bei weiterem Wachstum die Hohlräume an vielen Stellen auf, wodurch es zur Schorfbildung kommt. Stark besogene Äpfel fallen bereits sehr früh ab.

Andere Saugstellen von Wanzen auf Blättern sind mehr oder weniger vollständig von Chlorophyll entleerte Flecke, vielfach sogar ganz chlorophyllfreie Zellkomplexe. Als Folge davon tritt frühzeitiges Vergilben des Blattes und Kümmern der ganzen Pflanze ein. Solche Schäden verursacht z.B. die Miride *Halticus saltator* an der Ringelblume, *Calendula officinalis*.

An den abgefallenen reifen Samen der Linde saugen Feuerwanzen (*Pyrrhocoris apterus*). Eine in Australien beheimatete Feuerwanze, *Dysdercus sidae*, ist ein sehr großer Baumwollschädling, indem sie an den frischen und sogar noch an den gepreßten Baumwollsaamen saugt. Außerdem haben die Wanzen aber auch noch andere Futterpflanzen, an deren reifen Früchte ihre Larven saugen, während die Imagines grüne Früchte brauchen, wenn ihre Geschlechtsorgane reifen sollen. Können sie auf der einen Pflanzenart ihre Entwicklung nicht vollenden, so wandern sie auf eine andere über.

Durch das Saugen der Gitterwanze (*Tingidae*) *Copium cornutum* an den Blüten von *Teucrium chamaedrys* vergrößert, verlängert und verdickt sich deren Krone. Die Staubfäden schwellen an der Basis stark an. Die sonst kurz gestielten Drüsenhaare tragen in den veränderten Teilen der Blüte einen stark verlängerten Stiel. Ähnliche Blütenmißbildungen, die man als Gallen bezeichnet (S. 500), verursacht *Copium teucrii* an *Teucrium montanum*. Hier werden die von der Wanze bewohnten Blüten 2–3mal größer als die normalen. Die Krone ist kugelig aufgeblasen, der Kelch vergrößert und verschiedenartig mißgebildet, Staubblätter und Stempel bleiben klein und unvollkommen entwickelt.

Die geschilderte verschiedene Wirkung des Wanzenstiches auf die Pflanzen beruht offenbar in einer verschiedenen chemischen Zusammensetzung des Wanzen-speichels. So ergab



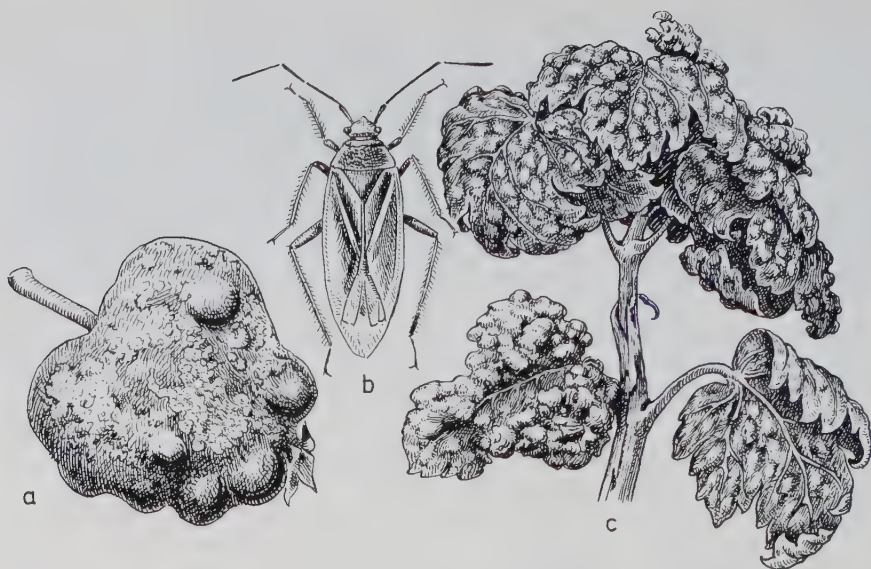


Fig. 274: Beispiele für Reaktionen der Pflanzen auf Rhynchotenstiche.

a durch Blindwanzen- (*Plesiocoris rugicollis* b) Stiche verkrüppelter Apfel, c blasenförmig aufgetriebene und rot verfärbte Blätter durch das Sagen der Johannisbeerblasenlaus *Cryptomyzus ribis*. (Nach DIEHL-WEIDNER 1938).

z.B. eine vergleichende Untersuchung des Speichels von *Pyrrhocoris apterus* und *Palomena prasina*, daß erstere 13, letztere aber nur 7 freie Aminosäuren im Speichel besitzen. Der Wanzen speichel steigert die Wasserpermeabilität der Pflanzenzelle.

Wenn Typhlocybidien Zellen leergesaugt haben, so tritt in sie Luft ein. Dadurch entsteht eine Entfärbung der Saugstelle. Die Blätter erscheinen dann fein weiß punktiert. Der Kot dieser Typhlocybidien wird von unverdauten Chlorophyllresten dunkelgrün gefärbt. – Ganz ähnlich sehen die Saugstellen der Thysanopteren aus. Sie zeigen aber einen charakteristischen Silberglanz. Außerdem finden sich immer dunkelgefärbte, glänzende, schwach erhabene Kotflecken der Imagines auf der Blattoberfläche. Bei schwerem Befall kann es zu teilweisem oder vollständigem Absterben der befallenen Organe unter Braunfärbung oder Vergilben kommen. Vorzeitiger Blatt-, Blüten- oder Fruchtfall folgen. Werden Früchte besaugt, so stockt das Wachstum an der Saugstelle, während es an der Gegenseite hypertrophisch gesteigert wird. Auf diese Weise entstehen verbogene oder sogar korkzieherartig verdrehte Erbsen- oder Bohnenhülsen.

Zellplasmasauger unter den Blattläusen findet man besonders bei den Blattrollen oder Gallen erzeugenden Arten, die in den abgeleiteten Familien (Pemphigidae, Phylloxeridae) auftreten (s. S. 345). Der Stechrüssel wird von ihnen in die Zelle eingeführt. Dabei übt der Speichel eine stark osmotische Wirkung aus. Er verändert die Semipermeabilität des Plasmatschlauches, der nunmehr auch für gelöste Kohlenwasserstoffe und niedere Eiweißstufen durchlässig wird. Dieser osmotische Einfluß reicht weiter als die Stechborstenlänge. Dies ist an den Eichenzwergläusen (*Phylloxera*) gut zu demonstrieren. Das Weibchen sitzt auf der Blattunterseite in der Mitte eines kreisrunden, auf der Oberseite gelben Fleckes, umgeben von seinen Eiern. Der Fleck, der nach dem Absterben des Weibchens vertrocknet, ist größer als die Reichweite des Stechrüssels gewesen war.

b) Die meisten stechend-saugenden Insekten sind Phloem- oder Siebröhrensauger. Zu ihnen gehören viele Zikaden, ein großer Teil der Blattläuse, die Blattflöhe, Schildläuse und Mottenschildläuse.

Die größeren Arten der Zikaden durchstoßen mit ihren verhältnismäßig groben Stechborsten mehr oder weniger gerade das pflanzliche Gewebe, bis sie das Phloëm erreichen. Während an der Einstichstelle kaum Spuren entstehen, wird das Gewebe oft erheblich verletzt. Bei kleineren Arten dagegen verläuft der Stichkanal vielfach gebogen und verzweigt sich, infolge gemachter Fehlstiche, bis er schließlich das Leitbündel erreicht. Der Weg der Stechborsten wird durch den von der Epidermis zum Phloëm ansteigenden PH-Wert vorgezeichnet. Die Schäden, die durch den Saftentzug entstehen, sind verhältnismäßig gering. Sie sind ernstlicher Natur nur bei größeren Arten, bei Massenbefall und gleichzeitiger Trockenheit und großer Hitze. Dann können Verwelken und Verdorren jüngerer Pflanzen, Kümmerwuchs und schlechterer Fruchtansatz sowie Absinken des Zuckergehalts im Zuckerrohr, das sehr unter Zikadenbefall zu leiden hat, herbeigeführt werden. Durch die Stiche mancher Zikaden entstehen Narben an den Sprossen und ermöglichen dort ihr Abbrechen. Schließlich können durch die Reaktionsprodukte des Gewebesafes mit dem Zikadenspeichel die Leitungsbahnen der Gefäße verstopft werden, wodurch die Abführung der Assimilate verhindert wird. Die Folge davon sind vom Blattrand her fortschreitende Vergilbung oder Rotfärbung, Wachstumsstockungen, Triebstauchungen, Blatt Drehungen, Kümmerwuchs, Hemmung der Fruchtbildung usw. Hierher gehören alle Mißbildungen, die gelegentlich von der Schaumzikade *Philaenus spumarius*, an ihren vielen Wirtspflanzen verursacht wird und die als Gallen beschrieben werden, aber sicher nicht als solche bezeichnet werden dürfen (siehe S. 502). Die Ausstattung des Speichels der Phloëmsauger unter den Zikaden mit Fermenten ist nicht so reichhaltig wie bei den Parenchymsaugern.

Die Phloëmsauger unter den Blattläusen schieben ihre Stechborsten meistens zwischen den Zellwänden (interzellulär), nur selten durch die Zellen hindurch (intrazellulär) durch die primäre Rinde des Stengels bzw. das Parenchym der Blätter bis ins Phloëm vor. Dabei läuft der von den Muskeln der Speichelpumpe stoßweise ausgespritzte Speichel den Stechborsten voraus und bahnt ihnen den Weg, indem er durch ein pektinlösendes Ferment die Mittellamellen der Zellen aufweicht und die am Stichkanal liegenden Zellen mehr oder weniger stark plasmolysiert. Der Speichel gibt mit dem Zellsaft ein rasch erhärtendes Produkt und bildet dann eine feste Führungsscheide für die Stechborsten. Auch nach dem Herausziehen der Borsten kann an dem erhärteten Reaktionsprodukt von Zellsaft und Speichel, das sich mit wässriger oder alkoholischer Safraninlösung rot und mit Karbolsäurefuchsin blaurot färbt, im histologischen Bild der Verlauf des Stichkanals gesehen werden. Es ist schwer vorstellbar, wie die Blattlaus ihre langen Stechborsten bis zum Phloëm hindurchsteuert, da keine Sinnesorgane sich an ihrer Spitze befinden. Nach Untersuchungen an der Bohnenblattlaus (*Aphis fabae*) ist man zu der Vorstellung gekommen, daß die chemische Qualität des Saftes, der während des Stechvorgangs selbst ständig durch den Nahrungskanal aufsteigt, durch die in der Mundhöhle sitzenden Geschmackszellen geprüft wird. Jede Bewegung der Stechborsten kann die Qualität des Saftes ändern. Je nachdem wird dann die Bewegung der Borsten dirigiert.

Der Pflanzensaft wird wahrscheinlich während des ganzen Einstechaktes durch den Nahrungskanal kapillar und unter Saugwirkung der Schlundmuskulatur in den Mundraum in sehr geringer Menge hochgezogen. Sobald die Siebröhre angestochen ist, wird die Speichelausschüttung beendet und der Saft wahrscheinlich durch den Turgordruck in der Siebröhre in den Blattlausmund gepreßt, so daß die Laus den Pflanzensaft gar nicht eigentlich saugt, sondern nur schlucken muß. Die Enge der Kapillare des Nahrungsrohres (etwa  $1\mu$ ) würde dann die Aufgabe haben, als «Kapillarbremse» das Tier vor einem allzu großen Nahrungsüberschuß zu schützen. Ein solcher Überschuß ist tatsächlich vorhanden, da mit dem Kot (Honigtau) der Blattläuse die nicht resorbierten Bestandteile des Siebröhrensaftes ausgeschieden werden. Erst beim Rückziehen der Stechborsten wird wieder Speichel abgegeben, der das Gleiten der Stechborsten durch das Gewebe ermöglichen muß.

Die äußerlich sichtbaren Folgen des Saugens sind dieselben wie bei den Zikaden: Zuwachsverlust, Stauchungen, Rollungen, Blattnestbildungen, oft verbunden mit Rotfärbung durch Anthozyanbildung die eintritt, wenn die Assimilate nicht abgeführt werden können, oder Braunfärbung infolge Tannin-(Gerbstoff-)Ablagerung. Der Saftentzug allein kann

schon genügen, die Widerstandskraft und Regenerationsfähigkeit einer Pflanze so weit herabzusetzen, daß sie kümmert oder stirbt. Der Befall kann sich auch durch verfrühten Laubfall, verzögerter Holzreife, Verdorren von Triebspitzen, Blütenständen, Fruchtanlagen, Blättern und Wurzeln besonders bei trockener Witterung unangenehm auswirken. Die dabei stattfindenden physiologischen Vorgänge sind sehr komplexer Natur und bisher nur an wenigen Beispielen näher untersucht. Die im Speichel enthaltenen freien Aminosäuren stören nach KLOFT vor allem die Transpiration, aber auch die Wasseraufnahme der Pflanzenteile. Im Stichbereich liegende Zellen zeigen eine Permeabilitätssteigerung der dem Rüssel am nächsten gelegenen Zellen. Der osmotische Wert befallener Apfeltriebe ist 1–3 Atm. geringer als bei unbefallenen. Die Photosynthese besogener Blätter wird durch die Speichelausschüttungen beim Einstich und beim Herausziehen der Stechborsten sehr stark verringert. Gesteigert werden Atmung und Phosphatasenaktivität, gehemmt dagegen die Assimilation.

Saugvorgänge und Schadwirkungen der übrigen Phloëmsauger sind ähnlich wie bei den Blattläusen. Bei den Schildläusen gibt es auch Arten, die Xylemsauger sind. Der Speichel mancher Schildläuse wird weit in der Pflanze verteilt, wodurch sich eine bei ihnen öfter beobachtete Fernwirkung auf nicht besiedelte Teile eines befallenen Baumes erklären läßt.

3.5.2.2.2.2.3. Kommen dabei schon neben einfachen Wachstumshemmungen Hypertrophien und Hyperplasien vor, so sind diese besonders kennzeichnend für die Folgen der Tätigkeit von **Gallenerzeugern** (Cecidozoa und Cecidophyta). Gallen (Cecidia) sind Bildungsabweichungen, die als Wachstumsreaktionen von Pflanzen auf einen von einem (pflanzlichen oder) tierischen Parasiten ausgeübten Reiz auftreten und den Nährboden für diesen abgeben. Die Hauptmasse der einheimischen Gallenerzeuger unter den Insekten stellen die Aphidinen, die Curculioniden, die Tenthrediniden, Chalcididen, Cynipiden (Gallwespen) und Cecidomyiiden (Gallmücken), die mit Ausnahme der Aphidinen durchweg nur als Jugendstadien die Gallen besiedeln. In den Tropen kommen dazu noch Thysanopteren und Psylliden und in Australien an Eukalyptus Apiomorphinen (Schildläuse), bei denen die Gallen stark geschlechtsdimorph sind (Fig. 277).

In der Phytopathologie werden die Gallen konventionell nach der Reaktion der Pflanze auf die Einwirkung des Cecidozoons eingeteilt in (1.) organoide Gallen, die aus Organen hervorgehen, die nach einem Befall Abweichungen vom normalen Habitus zeigen, aber doch stets das ursprüngliche Organ noch deutlich erkennen lassen (z. B. Blattrosettenbildung an den Triebspitzen von Weiden durch die Gallmücke *Rhabdophaga rosaria*, Blütengallen durch *Copium* an *Teucrium*, Zigarregallen durch Internodienverkürzung und Verdickung an *Phragmites* durch die Halmfliege *Lipara lucens*) und (2.) histoide Gallen, die durch Neubildung von Geweben auf oder in schon vorhandenen Organen nach Befall durch ein Cecidozoon entstehen, dabei nennt man sie kataplasmatisch, wenn sie wie Blattverkräuselungen (Fig. 274c) oder Blattrandrollungen bei Blattlausbefall und bei der Bildung von Adventivwurzeln an Gräsern durch die Gallmücke *Mayetiola poae* keine konkreten Formen und Größe haben, und prosoplasmatische, wenn Form und Größe charakteristisch sind wie bei den Beutelgallen der Pemphigiden und Phylloxeriden (Fig. 212) und vor allem bei vielen charakteristischen Cecidomyiiden- und Cynipidengallen (Fig. 275, 276).

In der Entomologie ist eine Einteilung der Gallen nach der Art der Einwirkung des Cecidozoons für tierphysiologische und evolutionistische Fragestellungen wertvoller. Sie sieht folgendermaßen aus:

#### A) Durch Fraß entstandene Gallen

1. Fraßfolgegallen (entsprechen nicht ganz der oben gegebenen Definition und sind daher keine eigentlichen Gallen!):

a) Minierfraßgallen in Sproß, Wurzel, Blatt.





Fig. 275: Cynipidengallen an Eiche. Gallen der agamen Generationen von drei verschiedenen *Neuroterus*-Arten (a *quercusbaccarum*, b *fumipennis*, c *numismalis*) und von *Trigonaspis megaptera* (d) im Herbst auf der Blattunterseite als Beispiele für die Verschiedenheit der Gallen verschiedener Arten auf der gleichen Stelle eines pflanzlichen Organs. (Nach PFÜTZENREITER u. WEIDNER 1958).



Fig. 276: Cynipidengallen an Eichen als Beispiele für die Verschiedenheit der Gallen der agamen (a, c) und bisexuellen Generation von *Andricus quercuscalicis* (a, b) und *Biorhiza pallida* (c, d).

a Galle am Fruchtkelch von *Quercus robur*, b Blütengalle an den Staubbeuteln von *Quercus cerris*, c Wurzelgallen, d Knospengallen. Während a und b Einzelgallen sind, bilden c und d Konglomerate von Einzelgallen. Bei *A. quercuscalicis* findet nicht nur ein Generationswechsel, sondern auch ein Wirtswechsel statt. (Nach PFÜTZENREITER u. WEIDNER 1958).

b) Blüten- und Fruchtgallen finden sich bei einzelnen meistens nicht verwandten Arten von Coleopteren (Blütenknospenstecher, *Anthonomus pomorum*), Lepidopteren, brachyceren Dipteren (*Lipara lucens*) und vielleicht auch bei Tenthrediniden, bei der Termiten *Neotermes tectonae* und der Ameise *Azteca mülleri*. Sie sind uncharakteristische Verdickungen und Anschwellungen oder Wachstumsstörungen; bei den letzten beiden Arten entstehen sie am Baumstamm, in dessen Innerem sie ihre Nester haben.

2. Prodromale Larvalgallen entwickeln sich unter dem Einfluß eines Sekretes der Larve nach deren Embryonalentwicklung. Erst wenn die Galle ausgebildet ist, wächst die Larve heran. Die Einzelgallen haben eine charakteristische Gestalt und Größe. Sie sind der Gallentypus aller Gallwespen (Cynipidae). Hierhergehörende Gallen wechselnder Größe z.B. von *Biorhiza pallida* sind ein Konglomerat von verschiedenen vielen Einzelgallen (Fig. 276e, d).

3. Matrogene Miniergallen werden hervorgerufen durch die Mutter bei der Eiablage. In ihnen minieren die Larven. Sie kommen nur bei Blattwespen (*Pontania*) vor.



Fig. 277: Gallen der Schildlaus *Apio-morpha thorntoni* an Eukalyptus als Beispiel für geschlechtsdimorphe Gallen.

a Weibchengallen, b Weibchengallen mit einem Kranz von Männchengallen, c Längsschnitt durch einen solchen Gallenkomplex. Der große untere Hohlraum wird vom Weibchen, die zahlreichen oberen kleinen von Männchen bewohnt. (Nach WEIDNER 1961).

#### B) Durch Saugen entstandene Gallen

1. Saugschädengallen: Triebstauchungen, Blattnestbildung, Blattkräuselungen, Blattbeulenbildung, Vergrünung der Blüten. Ihre Erreger sind Siebröhrensauger. Hierher gehören die primitiven Aphidina, besonders die Aphididae, die Zikaden und Psylliden, wobei allerdings bei letzteren auch echte Gallbildungen vorkommen, deren Entstehung erst noch genauer untersucht werden muß. Für sie gilt das für Fraßfolgegallen Gesagte.

#### 2. Parenchymsauger-Gallen:

a) Beutelgallen der abgeleiteten Blattlausfamilien (Hormaphidinae, Pemphigidae, Adelgidae und Phylloxeridae),

b) meistens geschlechtsdimorphe Gallen der Apiomorphidae (Schildläuse an Eukalyptus in Australien, Fig. 277),

c) wahrscheinlich auch die Thysanopterengallen.

### 3. Larvogene zytolytische Gallen.

Die Larven saugen

a) durch ihr Verdauungsssekret aufgelösten Inhalt der Pflanzenzellen oder

b) die Produkte der durch ihr Verdauungsssekret zur Überproduktion angeregten Pflanzendrüsen auf. Gleichzeitig regt dieser Speichel die Bildung der Gallen an. Vorwiegend Gallen von Gallmücken Cecidomyiidae.

Die Gallen entstehen durch Einwirkung des Cecidozoons auf die Wachstumsregulatoren der Pflanze. Im Gewebe der Gallen ist jedenfalls der Gehalt an  $\beta$ -Indolylessigsäure, des wichtigsten Wachstumsregulator der Pflanze, bedeutend höher als im normalen Gewebe. Auch entstehen die Gallen in der Regel nur an noch jungem teilungsfähigem Gewebe. Bei den Blattläusen ist nachgewiesen, daß Indolylessigsäure und Aminosäuren im Speichel ausgeschieden werden und zusammenwirken müssen, um anormales Zellwachstum (vielfach Polyploidisierung) hervorzurufen. Auch bei Gallmücken- und Gallwespenlarven dürften die Verhältnisse ähnlich sein. Es ist möglich, daß die Insekten wenigstens einen Teil des cecidogenen Stoffes, den sie ausscheiden, von der Pflanze vorher selbst bezogen und angereichert haben. Bei Blattwespen dagegen wird die Gallenbildung durch ein Sekret einer Anhangsdrüse des Eiblegeapparates angeregt und durch den Fraß der Larve weiter gefördert, wobei Wundhormone der Pflanze die Hauptrolle spielen können. Wenn man auch den Mechanismus der Gallbildung nach unseren augenblicklichen Kenntnissen verstehen kann, so sind die Formbildungsprobleme (warum z.B. auf einem Organ einer Pflanze zwei ganz verschieden gestaltete Gallen nebeneinander entstehen können, wenn die Erreger zwei verschiedene Arten sind, obwohl das cecidogene Agens nicht artspezifisch ist, Fig. 275, 276), die regulatorische Tätigkeit der Pflanze, die dafür sorgt, daß aus den Gallbildungen auch wirklich vollkommene, charakteristisch gestaltete Gebilde werden (was vor allem an Doppelgallen zum Ausdruck kommt, die ein harmonisches Ganzes bilden) und das Aufeinanderabgestimmtsein der Entwicklungsvorgänge von Pflanze und Tier ein Sonderfall von Synorganisation, noch ungelöste Fragen. Die von den Cecidozoa abgegebenen cecidogenen Substanzen sind unabhängig von den sie erzeugenden Organen als Allomone zu bezeichnen.

Die Gallenerzeuger gleichen im Körperbau den Minierern; sie sind in noch höherem Grad als diese von der Pflanze abhängig, insofern sie in der Regel streng auf das Gallengewebe, das ihnen reichliche und passende Nahrung liefert, angewiesen sind. Da die Gallen gewöhnlich nur an einer bestimmten Stelle und zu einer bestimmten Zeit gebildet werden können, ist der **Nutzen der Gallenbildung** nicht nur für das Galleninsekt offenkundig, sondern auch für die Pflanze, die durch sie bestimmte, spezialisierte Feinde örtlich und zeitlich beschränkt.

Die Gallbildung kommt demnach einer partiellen Immunisierung der Pflanze gleich, sie ist ein Zug in dem Hin und Her von Spezialisierung und Gegenpezialisierung, das in dem Verhältnis Pflanze – Pflanzenfresser überhaupt von großer Bedeutung ist. Im folgenden werden weitere Beispiele einer engen Ineinanderpassung von Tier und Pflanze zu behandeln sein.



### 3.5.2.2.2.3. Mutualistische Beziehungen zu höheren Pflanzen

3.5.2.2.2.3.1. Bei den Beziehungen zwischen **Blütenpflanzen und blütenbesuchenden Insekten** handelt es sich um einen Sonderfall der Phytophagie, des Pflanzenfressertums, denn die von Insekten besuchten Blüten bieten ihren Besuchern Nahrung in Gestalt von Pollen und Nektar oder von Pollen allein und erlangen dabei als Gegenleistung die Dienste des Besuchers bei der Bestäubung.

Als typische Entomogame (Insektenblütler) bezeichnet man solche Blütenpflanzen, deren Blüten speziell auf den Insektenbesuch eingerichtet sind, indem sie die dazu geeigneten Insekten durch Schauseinrichtungen (meist Blütenhüllen seltener Hochblätter, Narben oder Staubblätter von lebhafter Farbe) bzw. durch Entbindung von Düften oder durch beiderlei Einrichtungen zu dem Pollen und Nektar locken und durch geeignete Anordnung der Nektardrüsen, der Staubblätter und Narben zur Bestäubung, zum Transport des bei den Insektenblütlern klebrigen Pollens auf die Narben anderer Blüten derselben Art (Fremdbestäubung) zwingen.

a) Bei weitem nicht alle **blütenbesuchenden Insekten** sind gleichmäßig befähigt, die Bestäubung auszuführen.

Viele Insektenlarven, Thysanopteren, Käfer und Ameisen (**dystrope Insekten**) verwüsten geradezu die Blüten, andere sind von geringem Wert für die Bestäubung (**allotrope Insekten**), da sie durch den Bau ihrer Mundteile (kauend bis leckend) und ihres Haarkleids höchstens andeutungsweise auf den Blütenbesuch eingestellt sind und da ihnen spezifische, für die Bedienung verwickelter Blütenmechanismen notwendige Instinkte fehlen (Cerambyciden, Wanzen, Neuropteren, viele Dipteren wie die Tabaniden und Musciden, soziale Vespiden, kurzrüsselige Spheciden u.a.). Nur bei einer beschränkten Gruppe von Blütenbesuchern sind die Mundwerkzeuge leckend-saugend, ist das Haarkleid so dicht, daß es das Mitnehmen von Pollen erzwingt, sind die Instinkte des Nahrungserwerbs und die von ihnen abhängigen Bewegungen beim Blütenbesuch so sicher und so eindeutig auf den Blütenbesuch eingestellt, daß sie wenigstens als Bestäuber zweiten Ranges (**hemitrope Insekten**) betrachtet werden können. Hierher gehören beispielsweise unter den Hymenopteren die langrüsseligen Spheciden und die kurzrüsseligen Bienen, die Bombyciden und Syrphiden unter den Dipteren und vor allem die Lipidopteren. Ganz besonders geeignete, **eutrope Blütenbesucher** sind die Sphingiden unter den Schmetterlingen und die langrüsseligen Apiden mit ihren wohlausgebildeten Pollensammelvorrichtungen, die, wie jene besonders blumenstetig, da zu ausgeprägten Lernhandlungen befähigt sind (s. S. 139, 144).

b) Schrittweise steigert sich mit dem Grad der «Anpassung» der Insekten an den Blütenbesuch die «Gegenanpassung» der **Blüten**; je mehr eine Blüte spezialisiert wird, um so kleiner wird der Kreis der erfolgreichen Besucher, um so größer aber wird auch die Sicherheit, mit der durch die Unterbringung des Nektars und des Pollens, die Stellung der Narben, den gesamten Aufbau der Blüte und durch die Art der Lockmittel Bestäubung erzwungen und Fremdbestäubung erzielt wird.

Man kann so unter den entomogamen Blüten **allotrope Blumen** (Pollenblumen, sowie solche mit offenliegendem Nektar), die den verschiedensten Insekten zugänglich sind, unterscheiden von **hemitropen Blumen** mit ganz geborgenem Nektar, die kurzrüsselige Insekten ausschließen, und von **eutropen Blumen**, die nur eine bestimmte Gruppe von Insekten zulassen oder wenigstens anlocken und die folgendermaßen eingeteilt werden können:

1. **Hymenopterenblumen** mit verstecktem Pollen und Nektar, oft mit verwickelter Blütenmechanik, die nur von den «intelligenten» Hautflüglern gehandhabt werden kann, mit vorwiegend roten, blauen oder violetten Schauseinrichtungen und mit Sitzflächen für die stets im Sitzen arbeitenden Hymenopteren. Hierher gehören neben Wespenblumen,

deren Nektar nicht besonders tief liegt (*Epipactis*, *Scrophularia*), die Immenblumen mit tief verstecktem Nektar (*Iris*, *Primula*, *Aconitum*, *Lamium* und andere Labiaten, *Orchis*, Papilionaceen u.a.).

2. **Lepidopterenblumen**, mit tief in Röhren verstecktem Nektar, der nur den langrüsseligen Faltern zugänglich ist, mit offenliegendem Pollen, mit oder ohne Sitzeinrichtungen: Tagfalterblumen mit greller Färbung (*Lilium bulbiferum*, *Phlox*, *Dianthus carthusianorum* u.a.). Nachtfalterblumen mit lichter Färbung und starkem, bei Nacht entbundnem Duft (*Lonicera*, *Saponaria*).

3. **Dipterenblumen**, teils weiße oder blaue offene Blumen mit leicht zugänglichem Nektar, die von Syrphiden besucht werden (*Veronica*), teils Kesselfallenblumen, die die Besucher bis zur erfolgten Bestäubung einschließen (*Arum*, *Aristolochia*), teils Klemmfallenblumen, die sie sonstwie festhalten und zur Bestäubung zwingen (*Pinguicula*, *Asclepiadaceen*). Unter den letzten zwei Gruppen gibt es zahlreiche Aasfliegenblumen, die durch Aasgeruch Besucher anlocken.

4. Als Sonderfälle sind die wilden *Ficus*-Arten zu nennen, in deren weiblichen Blüten gewisse Chalcididen, die Feigenwespen, schmarotzen, die bei den kultivierten Arten die Bestäubung besorgen, und die Blüte von *Yucca filamentosa*, in deren Fruchtknoten die Yuccamotte ihre Eier legt. Hier liegt gleichzeitig ein Spezialfall der Brutfürsorge vor, denn das ♀ der Motte, (*Tegeticula alba*) bringt nach der Eiablage einen Ballen gesammelten Pollens auf die Narbe, sorgt also für die Samenentwicklung und damit auch für die Nahrung der im Fruchtknoten auskriechenden Räupchen.

Bei der Kulturfeige (*Ficus carica*), die in den Mittelmeerländern heimisch ist und in entsprechenden Klimagebieten häufig angebaut wird, liefert die fleischige Achse des Blütenstandes die genießbaren Feigen des Handels. Die Blütenstandachse ist krugförmig ausgehöhlt, die Blüten sitzen in dem Hohlraum, und zwar am Grund die weiblichen Blüten und rund um den sehr engen Eingang die je 3 Staubblätter enthaltenden männlichen Blüten. Die weiblichen Blüten sind dimorph, entweder langgriffelig fertil oder kurzgriffelig steril. In letztere legen die Weibchen der Feigenwespe *Blastophaga psenes* (Chalcidoidea, Agaonidae) durch den kurzen Griffel jeweils ein Ei bis an das embryonale Gewebe, das sich nach dem Schlüpfen der Larve zu einem Gallengewebe entwickelt und der Larve ihre Ernährungsgrundlage bietet. Die Männchen schlüpfen vor den Weibchen aus den Gallen aus. Sie sind ungeflügelt und suchen Gallen auf, in denen Weibchen fertig entwickelt sind. Sie nagen ein Loch in die Gallenwand, durch das sie ihren langgestreckten, ungekrümmten Hinterleib einführen können, um die Weibchen in der Galle zu begatten. Diese schlüpfen dann aus dem vom Männchen genagten Loch aus. Sie sind geflügelt und verlassen nun den Blütenstand durch die enge Öffnung. Dabei müssen sie sich durch die männlichen Blüten hindurchzwängen und werden mit Pollen beladen. Sie fliegen nun zu anderen Feigenbäumen. Es gibt zwei kultivierte Rassen von *Ficus carica*, eine fast rein männliche, neben den männlichen nur sterile weibliche Gallenblüten enthaltende Rasse, die var. *caprifica* (Ziegenfeige) und eine weibliche Rasse, die var. *domestica* (Eßfeige). Nur letztere liefert die eßbaren Feigen. Gelangt das mit Pollen beladene Feigenwespenweibchen in den Blütenstand einer Ziegenfeige, so kann sie hier in die Gallenblüten ihre Eier ablegen und sich weiter fortpflanzen, kommt es aber in eine Eßfeige, so kann es sein Ei durch den langen Griffel der Samenblüten nicht bis zum embryonalen Gewebe hindurchschieben, die Gallenbildung setzt nicht ein, und seine Fortpflanzung ist nicht möglich. Dafür bringt aber das Wespenweibchen den Pollen zur Bestäubung der Blüten. Es müssen daher auch immer Ziegenfeigen in der Nähe der Eßfeigen stehen, wenn diese eine gute Ernte geben sollen. Schon seit Jahrtausenden hat man daher durch Aufhängen von Blütenständen der Ziegenfeigen in den Eßfeigenkulturen die Bestäubung gefördert (Caprifikation). Sowohl die Ziegen- als auch die Eßfeigen bilden im Jahr drei Generationen von Blütenständen aus, denen drei Generationen Feigenwespen entsprechen. Häufig liefert nur die zweite Blütenstandgeneration die Feigenernte. Heute bilden allerdings die meisten Feigenrassen samenlose Früchte auch ohne vorherige Bestäubung aus (Partheno-

karpie). Die Befruchtung der Feigen durch die Feigenwespen erfolgt übrigens nur bei der Kulturfeige. Die Weibchen der im Blütenstand von *Ficus religiosa* Gallen erzeugenden *Blastophaga quadriceps* besitzen in der Körperwand beiderseits des Mesosternums Pollentaschen. Darin nehmen sie durch schnelle Beinbewegungen die Pollen auf, bevor sie den Blütenstand durch einen vom flugunfähigen Männchen durch seine Wandlung gebohrten Gang verlassen, um einen anderen Blütenstand zur Eiablage aufzusuchen.

3.5.2.2.3.2. Die tropischen «Ameisenpflanzen» bieten Ameisen in natürlich vorhandenen Hohlräumen von Stengeln, Stämmen, Dornen oder Knollen Wohnung und außerdem Nahrung in Gestalt besonders nährstoffreicher Gewebe und sollen dafür von den Ameisen vor den Angriffen pflanzenfressender Tiere geschützt werden (Fig. 278).

3.5.2.2.2.4. Die Symbiosen zwischen Insekten und niederen Pflanzen sind dadurch gekennzeichnet, daß das Insekt den Symbionten (Bakterien, Pilzen) einerseits einen Nährboden außerhalb oder innerhalb des eigenen Körpers zur Verfügung stellt und sie andererseits irgendwie für den eigenen Stoffwechsel ausnützt. Entstanden sind diese Symbiosen entweder aus Pilzfressertum oder aus parasitischem Leben der beteiligten Mikroorganismen in den Insekten.

3.5.2.2.4.1. Das erstere gilt von den **Ektosymbiosen** (Pilzzucht), bei denen das Insekt außerhalb des eigenen Körpers einen Nährboden für bestimmte Myzetophyten herrichtet.

Die Pilze oder bestimmte Teile derselben dienen dem Insekt als Nahrung, sie schließen die für das Insekt unverdaulichen Nährböden (Cellulose, Holz) auf. Die Bindung beider Organismen aneinander ist ziemlich eng, die Insekten können ohne die Pilze überhaupt nicht leben, das ♀ des Züchters ist durch besondere Übertragungsvorrichtungen befähigt, die Pilze bei der Eiablage bzw. der Koloniegründung auf den künftigen Wohnort der Nachkommenschaft überzuimpfen. Hierher gehören außer den bereits erwähnten pilzzüchtenden Termiten (Macrotermitinae, S. 472, Fig. 261) und Ameisen (*Atta*, S. 477) die Siriciden und gewisse holzbewohnende Käfer (Platypodiden, holzbewohnende Borkenkäferarten, Lymexyloniden), in deren Gängen die Pilze wachsen.

Während die Weibchen der staatenbildenden Insekten Saatgut ihres Pilzes (Basidiomyceten wie *Termitomyces* bei Termiten und *Rhizites* bei den Attinen) aus den Pilzgärten ihrer Mutterkolonie zum Schwarmflug im Darm (Termiten) oder in der Mundhöhlentasche (Attinen) mitnehmen, beladen sich die Weibchen der holzbrütenden Borkenkäfer (Xyloterinen und Xyleborinen) beim Verlassen der alten Brutgänge automatisch mit Sporen der sogenannten Ambrosiapilze (Ascomyceten: «Monilia») die sie in artspezifische, oft kompliziert gebaute Hauttaschen an verschiedenen Körperstellen, besonders am Thorax, am Schildchen, den Elytren usw. aufnehmen, wo sie während der Überwinterung vor Austrocknung geschützt sind und durch fett- und eiweißhaltige Drüsensekrete ernährt werden. Im Frühjahr werden sie beim Einbohren des Weibchens in einen neuen Brutbaum ausgepreßt und in die neuen Bohrgänge ausgesät. Durch Ausjäten anderer Pilze und durch Regulierung der Luftfeuchtigkeit in den Brutgängen durch Öffnen und Verschließen der Einbohröffnung kann das Weibchen das Pilzwachstum regulieren. Noch komplizierter ist die Übertragung der symbiontischen Pilze bei den Siriciden. Die junge Larve kann nur in Holz leben, das durch einen Basidiomyceten (z.B. Blaufäulepilz *Ceratostomella pini* in Kiefer, *Trametes odorata* in Tanne oder *Polyporus imberbis* in Laubholz) zerstört wird. Bei der

von Ameisen bewohnten Dornen, an der Spitze der Fiederblättchen (links unten eins im größeren Maßstab) die Beltschen Körperchen, die den Ameisen wegen ihres Eiweißgehaltes als Nahrung dienen. d, e eine ostafrikanische Akazie mit Kugeldornen, in deren Hohlraum sich Ameisennester befinden (e). (Nach einer Wandtafel von T. SCHLAACK im Zool. Staatsinst. u. Zool. Museum Hamburg).





Fig. 278: Beispiele für Ameisenpflanzen.

a, b *Myrmecodia echinata*, eine epiphytische Rubiacee im indomalaiischen Gebiet, a ganze Pflanze, b durchgeschnittene Stammknolle mit zahlreichen schwammartig kommunizierenden Räumen, deren Wände Wasser speichern; selbst sind sie lufthaltig und stehen durch zahlreiche kleine Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung. Sie werden von der Ameise *Iridomyrmex cordatus* bewohnt, von deren Exkrementen die Pflanze Nutzen ziehen soll. c Stammstück von *Acacia sphaerocephala* (Mimosaceae, Zentralamerika) mit hohlen,

Fortsetzung auf nebenstehender Seite

Eiablage wird vom Weibchen jedes Ei mit einem Tropfen eines schleimigen, hellen Sekretes aus den Kolbenorganen an der Basis der Legeröhre versehen, worin die Oidien des Pilzes suspendiert sind. Im feuchten Holz keimen sie zu schnallenbildenden Myzelien in den Larvenfraßgängen aus. Die älteren weiblichen Larven nehmen die Oidien des Pilzes aus den Fraßgängen in Hautfalten an den Seiten ihrer 1. und 2. Abdominalsegmente (Hypopleuralorgane) auf. Sie sind hier in ein Sekret von Hautdrüsen eingebettet. Bei der Verpuppung der Larven, die nur bei einer Holzfeuchte von 15% stattfindet, verstreichen die Falten und das Sekret erhärtet zu Plättchen, in die die Symbionten eingeschlossen sind und vor Austrocknung, aber auch vor frühzeitiger Auskeimung (die unter einer Holzfeuchte von 20% nicht möglich ist) geschützt sind. Die Plättchen liegen frei auf der abgestreiften Larvenhaut, in der Puppenwiege und auf der Puppe. Durch ihre klebrige Beschaffenheit veranlassen sie das frisch geschlüpfte Weibchen diese «Symbiontenkonserve» in die Kolbenorgane zu schieben. Dabei zerreißen die Plättchen und die Oidien werden frei und durch das Sekret großer, mit einer mächtigen Muskulatur versehener Drüsen ernährt und infektiösfähig gemacht.

3.5.2.2.2.4.2. Die **Entosymbiosen** sind wohl aus dem Parasitentum entstanden: parasitische Mikroorganismen, meist Bakterien oder Saccharomyzeten, aber auch Flagellaten sind vom Insekt in den Dienst des eigenen Organismus gezwungen und dabei meist auf einen bestimmten Ort beschränkt worden, an dem sie Nahrung und damit Gelegenheit zur Fortpflanzung finden. Es handelt sich also hier wieder um einen Fall aus dem Kampf zwischen Parasit und Wirt, der mit der meist vollkommenen Eingliederung des ersteren in den Wirtsorganismus endete.

a) **Vorkommen.** Entosymbiosen finden sich verhältnismäßig selten bei polyphagen Formen (Blattarien), sehr häufig bei Nahrungsspezialisten bestimmter Art, bei Blutsaugern (Cimiciden, *Glossina*-Arten, Pupiparen, Anopluren), soweit sie als Larven keine andersartige Kost annehmen, bei Mallophagen, bei Pflanzensaftsaugern, soweit sie ihre Nahrung aus dem Phloëm entnehmen, das arm an Wirkstoffen ist (s. S. 498) (Wanzen und den meisten Homopteren, aber nicht bei den Zellplasmasaugern), und bei minierenden, Blätter, Samen, Holz und Moder fressenden Insekten (viele Käferlarven, Termiten, soweit sie nicht Pilze züchten, und Dipterenlarven). Bei der letzten Gruppe (zellulosereiche Kost, besonders Holz) scheinen vielfach (sicher bei den Termiten, die Flagellaten [Poly- und Hypermastiginen] im Darm beherbergen), bei den Blutsaugern zuweilen die Symbionten an der Aufschließung der Nahrung beteiligt zu sein, im übrigen besteht auf Grund der bis jetzt vorliegenden Ausschaltungs- und Kulturversuche die größte Wahrscheinlichkeit, daß die Symbionten entweder die Einseitigkeit der Nahrung ihrer Wirte, im besonderen deren Vitaminarmut, durch Bildung von Ergänzungsstoffen ausgleichen oder, wie die Knöllchenbakterien der Leguminosen, durch Assimilation des Luftstickstoffs oder durch Verwertung der harnsäurehaltigen Exkrete des Wirtes am Eiweißaufbau beteiligt sind oder daß sie schließlich mehrere dieser Funktionen auf einmal erfüllen.

b) **Wohnstätten.** Die Symbionten leben entweder frei im Blut oder intrazellulär verteilt im Fettkörper ihrer Wirte (Lecaniiden), in besonderen «Myzetozyten» des Fettkörpers (Blattodea, Fig. 95, Myc, manche Coccinen), die sich vielfach zu organartigen Bildungen, den Myzetomen, zusammenschließen (viele Homopteren, Cimiciden, manche Käferlarven) oder frei im Darmlumen, in bestimmten Darmabschnitten (Gärkammern im Hinterdarm zellulosefressender Engerlinge, Tipulidenlarven und Termiten), in Darmblindsäcken, den Symbiontenkrypten (phytophage Wanzen, Fig. 197c, Symb-Kr, 202d, KrD, manche Dipteren- und Käferlarven) oder schließlich intrazellulär in Darmzellen (Glossinen, Pupiparen) und Zellen von Darmkrypten (manche Ptiniden- und Cerambycidenlarven). Die Myzetome können dem Darm anliegen (Anopluren, bei denen sie Abkömmlinge des Darms sind, Fig. 194c, Myc) oder mit den Geschlechtsorganen in Verbindung

treten (viele Homopteren). Nicht selten kommen mehrere Symbiontenarten nebeneinander vor (Zikaden, Psyllinen und andere Homopteren), die in verschiedenen Zellen eines Myzetoms oder in verschiedenen Myzetomen untergebracht sein können.

c) **Übertragung.** Wie eng die Bindung der Symbionten an den Wirt ist, zeigt sich außer in der Beschränkung der Symbionten auf bestimmte Organe und der Einschränkung ihrer Vermehrung darin, daß die Symbionten meist außerhalb des Wirts nicht gedeihen. Ihre Erhaltung hängt damit ab von ihrer Übertragung auf die Nachkommen des Wirts, der Neuinfektion der Jugendstadien, die natürlich für den Wirt wichtig ist und die nur selten und nur bei Formen mit Symbionten im Darmlumen (Termiten, Engerlinge) der zufälligen Aufnahme durch den Mund überlassen bleibt. Meist sind die Entosymbiosen «erblich», d.h. es bestehen Übertragungseinrichtungen, die die Infektion der Eier oder Embryonen vom mütterlichen Körper aus besorgen.

In einfachen Fällen wird das Ei vor der Ablage vom symbiontengefüllten Enddarm aus mit Symbionten beschmiert (phytophage Wanzen, manche Dipteren), häufig gibt es besondere Taschen, Säcke, Schläuche oder Spritzen an den weiblichen Geschlechtswegen oder Legeapparaten, die in entsprechender Weise arbeiten (Curculioniden, Cerambyciden, Ptiniden und andere Käfer). Die Symbionten gelangen dann entweder durch die Mikropylen ins Ei (Curculioniden, Trypetiden unter den Dipteren), oder sie werden beim Durchbeißen der Eischale von den Junglarven gefressen (Cerambyciden, Ptiniden, Donaciinen). In sehr vielen Fällen aber werden die Eier schon innerhalb des Ovars durch die Wände der Ovariolen hindurch infiziert. An das Ovar können dabei die Symbionten, die vielfach besondere Infektionsformen bilden, auf dem Blutweg gelangen (Cimiciden, viele Zikaden) oder die Myzetome können sich eng an die Ovariolen legen und so einfaches Überwandern der Symbionten ermöglichen (Aphidinen, manche Coccinen, Zikaden und Tierläuse). In manchen Fällen, bei den Aleurodinen und einem Mallophagen, wandern sogar ganze Myzetozyten auf diesem Weg in das Ei ein.

#### 3.5.2.2.2.5. Schutzmittel gegen Feindwirkungen

Schutzmittel, d.h. körperliche Einrichtungen und Funktionen, die geeignet erscheinen, eine Insektenart Feindwirkungen der belebten Umwelt zu entziehen, können stets nur relativ, nur einem beschränkten Kreis von Feinden gegenüber wirksam sein und innerhalb dieses Kreises wiederum nur denjenigen Formen gegenüber, die nicht als Spezialisten gerade auf die untersuchte Art eingestellt und vermöge ihrer spezifischen Fähigkeiten imstande sind, sie trotz aller Schutzmittel zu erreichen und auszubeuten.

3.5.2.2.2.5.1. So wird das Eindringen pflanzlicher und tierischer Mikroorganismen in den Insektenkörper zwar in vielen Fällen durch **Phagozytose** und andere Abwehreinrichtungen (s. S. 159) verhindert, die aber spezialisierten Parasiten gegenüber nur beschränkten Wert haben (S. 488), so versagt die **Flucht**, die gewandt laufende, fliegende oder springende Insekten Verfolgern zu entziehen vermag, wenn der Verfolger gleich gewandt ist oder wenn er gar, wie viele Vögel, Amphibien, die Libellen und Raubfliegen, bei der Jagd von den Augen geleitet und durch Bewegungen des Beutetieres gerade auf dieses aufmerksam gemacht wird. Solchen Verfolgern gegenüber, die unbewegte Objekte nicht beachten, kann die **Akinese**, das «Totstellen» (S. 140), zumal in Verbindung mit Verbergrachten, sehr wirksam sein, während denjenigen Räubern und Raubparasiten gegenüber, die bei der Jagd auf ihre Opfer hauptsächlich dem Geruchssinn folgen (Schlupfwespen, Insectivoren), derartige Mittel keinen Erfolg haben können. Entsprechendes gilt von dem Aufsuchen von **Verstecken**, Leben im Boden, in Minen oder Gallen, dem Verbergen der Eier in Hohlräumen, der Herstellung von Hüllen um den eigenen Körper aus Seide, Wachs (viele Homopteren), Harz (Lackschildläuse) oder anderen Sekreten, aus



dem eigenen Kot (manche Käfer- und Tenthredinidenlarven, Schaumzikadenlarven) oder aus versponnenen Fremdkörpern (Trichopterenlarven u.a.), der Verpuppung in Schutzhüllen gleicher Art und dem Hausen ganzer Tierstaaten in schützenden Bauten. Überall gibt es spezialisierte Feinde, die auch die verstecktesten Insekten auffinden, die dichtesten Hüllen zu durchdringen vermögen, die allerdings vielfach ihre Hauptbedeutung als Schutzmittel gegen ungünstige klimatische Einflüsse haben.

Andererseits kommen oft für bestimmte Arten, ihrer Lebensweise entsprechend, ausschließlich oder vorwiegend bestimmte Feindwirkungen in Betracht, gegen die bestimmte spezifische Schutzmittel eingesetzt werden und ausreichen. Die besondere Festigkeit der Kutikula ektoparasitischer Fellbewohner (S. 414f.) schützt diese weitgehend gegen Bisse des Wirts, bei räuberischen oder kleptoparasitischen Ameisengästen kann man vielfach sogar von einer Bißschutztracht reden, da hier die Panzerung nicht nur kräftig, sondern auch, unter Vermeidung von scharfen Kanten, Ecken und Vorsprüngen, so gestaltet ist, daß die Kiefer angreifender Ameisen abgleiten müssen und daß die Merkmale der systematischen Gruppe weitgehend verwischt werden (Fig. 279). Ebenfalls auf Ameisen eingestellt ist die Greifschutztracht der an Ameisenstraßen lauernden Holoptilinen (Fig. 267), deren lange, verschieden entwickelte Behaarung die dem Angreifer sich stellenden Ameisen fehlgreifen läßt.

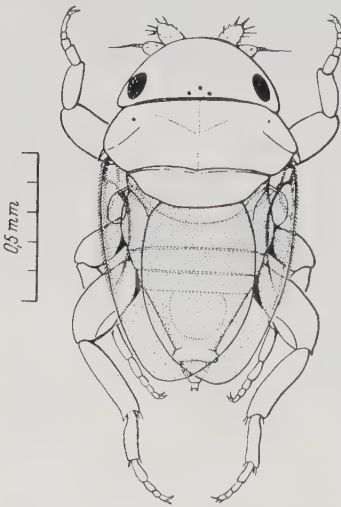


Fig. 279: Bißschutztracht des kleptoparasitischen Ameisengastes *Euryplatea eidmanni* (Diptera, Phoridae). (Nach EIDMANN).

3.5.2.2.2.5.2. Im Falle der staatenbildenden Insekten wird die Bedeutung der Schutzbauten (s. auch S. 430) dadurch gehoben, daß sie mit mechanischen und chemischen **Waffen** verteidigt werden, wie sie auch bei solitär lebenden Insekten als Mittel der Selbstverteidigung des Individuums, als kräftige Beißmandibel, Wehrstachel (Aculeaten, S. 382), als Ekeldrüsen (Allomone, s. S. 86ff., 356), als Exsudationsorgane (Reflexbluten, S. 159), Gifthaare (viele Raupen) u. dgl. auftreten. Über die tatsächliche Bedeutung mancher dieser Verteidigungswaffen für die Erhaltung der Art ist allerdings, mangels genügend eingehender, auch experi-

menteller Untersuchungen, das letzte Wort noch nicht gesprochen, so wenig wie über die als schützend angesehenen Trachtmerkmale (siehe aber auch S. 512). Dagegen ist die Abwehrwirkung der Allomone, die z.B. von Thorax- oder Pygidialdrüsen mancher Käferarten ausgeschieden werden, auf Insektenfeinde (Fische, Molche, Kröten) sehr deutlich und nachhaltend (S. 86).

3.5.2.2.5.3. Als **Schutztrachten** (phylaktische Trachten) bezeichnet man Eigenschaften der Form und der Färbung, die dem menschlichen Sinnesurteil nach geeignet erscheinen, die bisher genannten Schutzmittel in ihrer Wirkung zu unterstützen und zu ergänzen (Schutztrachten im strengen Sinn) oder Räubern eine unbeachtete Annäherung an ihre Beute zu ermöglichen (Deckungstrachten, aggressive phylaktische Trachten):

1. Unauffällige, kryptophylaktische oder **Verbergtrachten**, die ihre Träger in ihrer natürlichen Umgebung schwer sichtbar machen:

a) **Umgebungstracht** (sympathische Tracht): Übereinstimmung mit dem Allgemeinbild besonders mit der Allgemeinfärbung der Umgebung gibt es bei den Insekten häufig: Grünfärbung pflanzenbewohnender Tettigoniiden, Raupen, Afterraupen und anderer Larven; Braunfärbung von Erdraupen und anderen Bodenbewohnern; grau gelbe Färbung von Wüstenheuschrecken; Gegenschattierung usw.

Hier ist auch nochmals der Farbwechsel zu erwähnen der z.B. Pieridenpuppen und gewissen Orthopteroiden innerhalb bestimmter Grenzen eine aktive Farbanpassung des Individuums an den jeweiligen Untergrund gestattet.

b) Auch **Mimese**, Ähnlichkeit mit unbeachtet bleibenden Einzeldingen der Umgebung, kommt sehr häufig vor: Als Beispiel für Zoomimese, für Ähnlichkeit mit unbeachtet bleibenden Tieren, kann die Ameisenähnlichkeit vieler Ameisengäste oder in Gesellschaft von Ameisen herumlaufender Insekten (Fig. 165) genannt werden; als Beispiel für Phytomimese, für Ähnlichkeit mit Pflanzenteilen, sind die «wandelnden Blätter» unter den Saltatorien und Phasmiden (Fig. 185) zu nennen, die Blattschmetterlinge (*Kallima*, Fig. 23 d') und viele andere Lepidopteren, die in der Ruhestellung trockenen Blättern, Rinde, Flechten, modernem Holz, Zweigstücken usw. ähneln, die zweigähnlichen Stabheuschrecken (Fig. 185) und Geometridenraupen. Für Allomimese, für Ähnlichkeit mit leblosen Gegenständen, liefern gewisse Kleinschmetterlinge Beispiele, die wie Vogelkot aussehen.

Bei der Zoomimese kann der Täuschung dadurch Vorschub geleistet werden, daß das Bewegungsbild des Nachahmers dem des Modells ähnelt, bei der Phytomimese und Allomimese kann durch Akinese oder durch Verharren in einem andersartigen bewegungslosen Zustand die Ähnlichkeit mit dem Modell vollständig werden.

2. **Auffällige, sematophylaktische Trachten**. Das wirksame Prinzip ist Beachtet-, Erkenntnis- oder Mißkanntwerden, der Träger ist entweder genießbar oder ungenießbar:

a) **Aggressive auffällige Tracht**, Locktracht. Beutetiere werden durch die Tracht des Feindes angelockt, sei es, daß diese ein Nahrungsobjekt oder ein Individuum der eigenen Art vortäuschen bzw. eine Taxis auslösen, sei es, daß sie die Neugier des Beutetiers erwecken. Das bekannteste Beispiel sind die blütenähnlichen tropischen Fangschrecken (*Idolomantis diabolica*).

b) **Protektive auffällige Trachten von Beutetieren (Tabelle 9).**

<b>Befremdende und schreckende Trachten.</b> Der Feind kennt das Tier nicht; er wird durch die Tracht in Mißtrauen oder Schrecken versetzt			<b>Warnende Trachten.</b> – Der Feind kennt das Tier als widerwärtig oder wehrhaft oder verwechselt es mit einem solchen	
<b>Ungewohnt-tracht.</b> – Die Tracht setzt den Feind durch Ungewohntheit in Erstaunen und Befremden	<b>Schrecktracht.</b> – Die Tracht erschreckt den Feind		<b>Warntracht.</b> – Das Tier ist ungenießbar oder wehrhaft (Aposematische Tracht)	
	Die Tracht erschreckt den Feind nur durch Ungewohntheit des Anblicks. – Nicht-mimetische Schreck-tracht	Die Tracht täuscht dem Feind ein ihm selbst Feindliches, Gefährliches vor. – Mimetische Schreck-tracht	<b>(Einfache) Warntracht</b>	<b>Gemeinsame Warntracht.</b> Zwei oder mehrere Tiere tragen gleiche Warntracht (synaposematische Tracht, fälschlich MÜLLERSche «Mimikry»)
<b>Kaenophylaktische Trachten</b>				
<b>Mimikry (Scheinwarntracht).</b> – Das genießbare, wehrlose Tier täuscht ein warnfarbiges vor. (Pseudaposematische Tracht)				

Gemeinsam ist allen protektiven auffälligen Trachten, daß sie geeignet erscheinen, den Verfolger im Angriff zögern oder den Angriff aufgeben zu lassen, sei es, daß sie bei ihm Befremden oder Schrecken hervorrufen, sei es, daß sie ihn an unliebsame Erfahrungen erinnern, die er mit Trägern gleicher Trachten gemacht hat. Die befremdenden und erschreckenden Trachten können allerdings nur Tieren mit relativ freier Nahrungswahl gegenüber wirksam sein; die Wirkung warnender Trachten ist obendrein davon abhängig, daß der Verfolger zur Bildung von Assoziationen befähigt ist. Da selbst so wenig intelligente räuberische Insekten wie die Odonatenlarven Ekelgeschmack und eine bestimmte Färbung des Futters zu verbinden und gleichgefärbtes Futter in Zukunft zu vermeiden wissen, kann man die Möglichkeit einer Warntrachtwirkung bei Besitzern von Giftstacheln (Wespen), Ekeldrüsen oder Ekelblut (Coccinelliden, manche Chrysomeliden und andere Käfer, Papilionidenraupen) nicht leugnen. Damit ergibt sich aber auch die Möglichkeit einer Wirkung der Mimikry (Scheinwarntracht), z. B. der «Nachahmung» von Wespen durch Fliegen, Käfer oder Sesien, von Faltern mit Ekelblut durch andere Falter (Fig. 280). Bei den geringen tatsächlichen Kenntnissen, die wir über die biologische Bedeutung chemischer Abwehrwaffen haben, ist Vorsicht in der Beurteilung der auf jene Waffen direkt oder indirekt bezogenen Deutungen der Trachten angebracht, auch was die Zuteilung zu einer oder der anderen der oben zusammengestellten Gruppen betrifft. Voraussetzung für die Mimikrywirkung ist auch, daß sowohl Nachahmer und Modell nicht nur im gleichen Verbreitungsgebiet, sondern auch im gleichen Lebensraum und zur gleichen Zeit vorkommen. Schwierigkeit für ihr Verständnis macht auch die Tatsache, daß die Nachahmer oft bedeutend zahlreicher als die Modelle sind.

### 3.6. Die Beziehungen zwischen einer Insektenpopulation und Umwelt (Demökologie)

Ebenso wie Temperatur und Feuchtigkeit auch außerhalb ihrer Einwirkung auf den Insektenkörper in Abhängigkeit voneinander stehen, so sind all die zahlreichen





Fig. 280: Mimikry des Weibchens von *Perrhybris pyrrha* (Pieride in Südamerika). Während das Männchen bis auf die Unterseite der Hinterflügel und eines schwarzen Flecks an der Spitze der Vorderflügel weiß ist, hat das Weibchen auf Ober- und Unterseite schwarz-gelb gezeichnete Flügel. Diese Zeichnung tritt beim Männchen in abgeschwächter Form nur auf der Unterseite der Hinterflügel auf. Das Weibchen ahmt in Färbung und Zeichnung einen durch Ekelgeschmack geschützten Danaiden nach. Links Männchen, rechts Weibchen in der oberen Reihe von *Perrhybris pyrrha* von der Oberseite, darunter von der Unterseite. Untere Reihe der Danaide *Hirsutis pseudonyma* links von der Ober- und rechts von der Unterseite (Foto: H. HINNERS).

abiotischen Faktoren, die das Insekt direkt oder indirekt beeinflussen, Licht, Niederschläge, Winde, barometrischer Druck, elektromagnetische Kraftfelder, kosmische Radiowellen, Zusammensetzung des Mediums, des Bodens, Beschaffenheit des Substrats usw. untereinander in verwickelter Weise durch teils reziproke Kausalbeziehungen zu einem Gesamtkomplex der unbelebten Umgebung verbunden, den man als das Abiozoen bezeichnen kann. Größeren oder geringeren, periodischen (täglichen, jahreszeitlichen) und nichtperiodischen Schwankungen unterworfen, wirkt es sich durch diese Zustandsänderungen auf die Zusammensetzung der Insektenpopulationen der einzelnen Biotope aus.

**Populationen** (Bevölkerungen) setzen sich aus Angehörigen einer Art zusammen, sie sind homotypische Kollektive in einem bestimmten Raum, der durch die ökolo-

gischen (als Biotyp usw., S. 536) oder auch nur topographischen Gegebenheiten der Landschaft, durch die Ansprüche und Leistungen der die Population bildenden Tiere oder auch nur durch die Absichten des die Population studierenden Menschen (Versuchspopulationen im Laboratorium) abgegrenzt werden kann. Als Populationsdichte (Abundanz) bezeichnet man dabei die Zahl der Individuen, die auf eine bestimmte Raum- oder Flächeneinheit fallen. (Mit Wohndichte bezeichnet man die Gesamtzahl der Individuen einer vielartigen Tiergemeinschaft, bezogen auf eine Maßeinheit.)

Eine Population ist ständigen Änderungen unterworfen. Diese betreffen sowohl ihre formalen Strukturelemente wie Dichte, Verteilung im Raum (die Raupen leben auf dem Baum, die Puppen in der Erde), Habitus (Ei-Larve-Puppe-Imago), Altersaufbau, Geschlechteranteil, Gesundheitszustand, als auch ihre funktionellen Strukturelemente Verhalten, Konstitution, Fruchtbarkeit und Sterblichkeit. Die Gesamtheit dieser in einer Population ablaufenden Vorgänge bezeichnet man als Populationsdynamik. Die Änderungen der Populationsdichte allein, die oft als Populationsdynamik bezeichnet werden, sollten genauer als Abundanzdynamik bezeichnet werden. Die beiden Grundelemente der Populationsdynamik sind Abundanz und Dispersion. Es können daher Abundanzdynamik und Dispersionsdynamik als Massenwechsel in Zeit und Raum zusammengefaßt werden.

Der Massenwechsel in der Zeit wird direkt von den 428ff. erwähnten Schwankungen des Abiocoens beeinflußt, doch ist es nicht ganz einfach, diesen Einfluß quantitativ oder auch nur qualitativ zu fassen, da einerseits auch die biotischen Außenfaktoren in den Massenwechsel maßgebend hereinspielen (s. S. 524) und da andererseits die Verschiedenheit der Organisation der einzelnen Arten samt ihrer Variabilität zu berücksichtigen ist.

### 3.6.1. Reaktionsnormen der Insekten

Bekanntlich verhalten sich verschiedene Insektenarten hinsichtlich ihres Massenwechsels, hinsichtlich des zeitlichen und mengenmäßigen Auftretens der einzelnen Stadien, der Generationenzahl usw. auch unter gleichen Außenbedingungen sehr unterschiedlich. Das rührt in erster Linie von der ungleichen, auch in der morphologischen Gestaltung  $\pm$  ausgesprochenen Aktionsbasis (hierzu s. S. 428), in zweiter Linie aber von der verschiedenen **Reaktionsnorm** her. Verschieden kann diese in mehrfacher Hinsicht sein:

3.6.1.1. Bezüglich der **Reaktionsbreite** oder ökologischen Valenz, der Breite des von einer Art ohne Schaden ertragenen Schwankungsbereichs eines Außenfaktors. Große Reaktionsbreite bedeutet Euryökie i.e.S. (= Euryplasie), geringe Stenökie i.e.S. (= Stenoplasie, s. S. 419); die beiden Bezeichnungen lassen sich durch Bezug auf verschiedene Außenfaktoren noch einschränken:

So gibt es etwa stenohygre Arten, die nur in einem engen Bereich der Luftfeuchtigkeit, und euryhygre, die praktisch bei jedem Feuchtigkeitsgrad leben können (s. S. 441 Mehlwurm). So kann man ferner stenotherme Arten, die nur geringe Breiten von Temperaturschwankungen vertragen (viele Warmblüterparasiten) von eurythermen Arten unterscheiden, die sich innerhalb weiter Temperaturgrenzen zu halten vermögen, die also an – den

Wärmeverhältnissen nach – sehr verschiedenen Orten vorkommen können. Besonders unter den stenohygen und -thermen Arten und dementsprechend unter den stenöken Formen überhaupt kann man wieder verschiedene Fälle unterscheiden je nach

**3.6.1.2. der Reaktionslage**, d.h. der absoluten Lage des Schwankungsbereichs eines Außenfaktors, in dem Leben möglich ist.

Hier sind etwa ausgesprochen stenotherme und stenohygre Warmtrockenlufttiere, wie der Ameisen- und der Wurmlöwe (S. 419) oder *Glossina morsitans*, extrem stenotherm-stenohygre Warmfeuchtlufttiere wie *Glossina palpalis*, ausgesprochen wasserbedürftige Tiere, wie die Elefantenlaus (S. 442), die Galleninsekten oder die Schaumzikadenlarven und ausgesprochene Kaltwassertiere, wie viele bachbewohnende Plekopteren- und Ephemeropterenlarven zu nennen.

Zur kurzen Kennzeichnung der verschiedenen Typen der ökologischen Valenz werden Bezeichnungen vorgeschlagen wie «oligostenoplastisch» = enger Bereich, Optimum im Oligobereich des schwankenden Außenfaktors (z.B. in niedriger Temperatur, oligostenotherm, Plekopterenlarven), «mesoeuryplastisch» = weiter Bereich, Optimum im mittleren (Meso-)Bereich des Außenfaktors (z.B. in mittleren Feuchtigkeitsstufen, mesoeuryhygr) oder «polystenoplastisch» = Optimum im Polybereich (z.B. in hoher Ionenkonzentration des Mediums, polystenoion, Larven von *Aedes detritus*). *Glossina palpalis* wäre dann z.B. eine polystenotherm-polystenohygre, *Gl. morsitans* eine polystenotherm-oligostenohygre Form.

Weder die absolute Lage der Schwankungsbereiche noch die Reaktionsbreite braucht für verschiedene Außenfaktoren, für verschiedene Entwicklungsstadien einer Art oder auch nur für verschiedene Lebensvorgänge eines Stadiums gleich zu sein. Eine Art kann z.B. hinsichtlich ihrer Entwicklung stenotherm, hinsichtlich ihrer Vitalität eurytherm sein und gleichzeitig in jeder Hinsicht Euryhygie zeigen. Über den Massenwechsel entscheidet dann im wesentlichen die Einwirkung der Temperatur auf das Entwicklungspotential, während in anderen Fällen, wo ausgesprochene Stenohygie vorliegt, die Luftfeuchtigkeit in ihrer Wirkung auf Entwicklung oder Sterblichkeit den Ausschlag gibt. Überhaupt ist es sehr häufig ein Faktor oder eine besonders deutliche Abhängigkeit, die den Bestand einer Art in einem Bereich entscheidend bestimmt (s. S. 534).

Stellt z.B. beim Ameisen- und Wurmlöwen die Trockenheit des Bodens als Voraussetzung für den Nahrungsgewinn diesen entscheidenden Faktor dar, so ist es bei den Wiesenschnaken (*Tipula*-Arten) große Feuchtigkeit des Bodens, die allein die Entwicklung der überwinterten Eier ermöglicht und so über das Vorkommen der Arten entscheidet. Bei *Tipula czizeki*, die Niederungsmoore besiedelt, entwickeln sich die Eier im Versuch sogar nur auf nasser Watte oder unter Wasser, während mehrfaches Einfrieren und Wiederauftauen ohne Schaden überstanden wird.

**3.6.1.3. Analoge Feststellungen** gelten auch für den **Reaktionstyp**. Im vorstehenden Abschnitt (3.6.1.) wurde im allgemeinen vorausgesetzt, daß sich Außenfaktoren, z.B. die Temperatur mit ihren Schwankungen innerhalb der unter (1) und (2) gekennzeichneten Grenzen ungehemmt auf die Komponenten der Reaktionsbasis auswirken. Dies gilt indessen in Wirklichkeit nur für einen bestimmten, den **nicht fixierten Reaktionstyp** oder, anders ausgedrückt, für die homodynamischen Formen.



Sie finden sich in großer Zahl unter den tropischen und subtropischen Arten, in unseren Breiten unter Freilandformen seltener, häufig unter Vorrats- und Gewächshauschädlingen, die allerdings größtenteils aus wärmeren Ländern stammen. Die beiden in Gewächshäusern, zuweilen nebeneinander vorkommenden Arten *Trialeurodes vaporariorum* (Aleurodine, Heimat Mittelamerika) und *Ectopsocus meridionalis* (Copeognath, Heimat Mittelmeerländer) gehören diesem Typ an; die Vorgänge des Stoffwechsels, der Entwicklung und Fortpflanzung folgen ohne endogene Hemmungen aufeinander, die Zahl der Generationen steigert sich innerhalb der durch die Aktionsbasis, die Reaktionsbreite und die Lage der Reaktionsgrenzen bestimmten Möglichkeiten allein in Abhängigkeit von Außenfaktoren. Auch *Carausius morosus* verhält sich weitgehend ähnlich, doch wissen wir von ihm, daß wenigstens der Rhythmus des physiologischen Farbwechsels (S. 446) und der ihm parallel laufende Akinese-Aktivitätsrhythmus durch den normalen, periodischen Wechsel von Tag und Nacht weitgehend festlegbar ist: er hält auch bei Dauerverdunkelung noch lange an.

Diese offensichtlich als Modifikation verständliche Fixierung eines inneren Rhythmus leitet über zu dem fixierten Reaktionstyp, der unter stenöken Arten und unter Arten mit periodisch stark wechselnden Umgebungsbedingungen besonders häufig ist. Bei diesen heterodynamischen Arten kommt es zu einer Pufferung der Schwankungen der Außenfaktoren, zu einer Regulation der Umweltabhängigkeiten, bei ihnen gelten die auf S. 432 bis 450 dargestellten Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Komponenten der Reaktionsbasis nur in beschränktem Umfang.

Fixierung des Reaktionstypus kann sich in der verschiedensten Weise äußern, als Fähigkeit zur **Temperaturregulation** (S. 429), aber auch zur **Regulation des Wasserhaushalts**, die bei Vorratsschädlingen (Mehlwurm, S. 441) wie bei Wasserinsekten (S. 448) vorkommt und ihre Grundlage in experimentell, vielfach auch anatomisch prüfbareren Eigentümlichkeiten der Organisation hat (Cryptonephrie, Rectalpapillen, S. 441, Analschläuche, S. 401, Baueigentümlichkeiten der Wüsteninsekten, S. 423). Auch der Übergang von fakultativer zu konstanter Parthenogenese (S. 274), von fakultativer zu konstanter Viviparie kann in diesem Zusammenhang genannt werden. Die Fixierung kann bei Arten mit Heterogonie, bei denen primär wenigstens die Generationenzahl der Virgoreihe (meist Aphididen, S. 358) oder gar die Generationenfolge überhaupt (*Heteropeza*, S. 277) von Außenfaktoren bestimmt wird, als eine strenge Festlegung der Generationenzahl in Erscheinung treten, wie z.B. bei der Aphidide *Mindarus* sowie bei vielen Pemphigiden und Adelgiden. Sie kann auf einzelne Funktionen bzw. Reaktionen beschränkt bleiben (s. oben, *Carausius*), kann aber auch den gesamten Stoffwechsel erfassen und damit alle wichtigen Komponenten der Aktionsbasis, die Aktivität, die Entwicklung und die Vitalität eines oder mehrerer Stadien in Mitleidenschaft ziehen. Im letzten Fall bleiben für eine bestimmte Zeit alle äußeren Einflüsse ohne Wirkung, das betreffende Stadium macht eine **Dormanz** durch, d.h. es nimmt in der Regel (s. S. 519) keine Nahrung auf, ist unbeweglich oder beschränkt beweglich, zeigt herabgesetzten Stoffwechsel, gehemmte Entwicklung und dementsprechend verminderte Sterblichkeit, auch wenn alle diese Vorgänge durch die Außenfaktoren begünstigt würden. Derartige Zustände latenten Lebens findet man besonders häufig bei den ohnehin zur Nahrungsaufnahme und Ortsbewegung unfähigen Eiern und Puppen (Nymphen), oft bei Larven (Fig. 254) und, seltener, bei Imagines (Jungkäfer von *Leptinotarsa decemlineata*, Halbruhestadien der Imagines des Apfelblütenstechers *Anthonomus pomorum* und der Baumwollwanze *Oxycarenus hyalinipennis*). Man bezeichnet solche Stadien allgemein als **Latenzstadien**, sie treten oft an bestimmten Stellen des Entwicklungs- bzw. Jahresablaufs (überwinternde Eier von *Psylla mali*, Puppen vieler einheimischer Schmetterlinge), zuweilen aber auch nur in bestimmten Generationen auf (Hiemalarven der Adelgiden, überwinternde 4. Larve von *Aleurochiton complanatus* Fig. 281b, Winterer der Aphidinen). Die ruhenden Sommerlarven der *Periphyllus*- und *Chaetophoria*-Arten (Fig. 254) sind zwar stets Sexupara-Larven, können aber, je nach den Witterungs- und Nahrungsverhältnissen des

einzelnen Jahrs als erste, zweite oder dritte Generation der Virgoreihe (nach der Fundatrix) erscheinen. Nicht selten treten die Latenzstadien als besondere Morphen auf, d.h. sie unterscheiden sich von anderen gleichaltrigen Stadien ihrer Art auch morphologisch, durch verstärkte Panzerung und Pigmentierung, durch erhöhte Wachsausscheidung (Fig. 281), besondere Körperform (Fig. 254a) und Behaarung (Fig. 254a, b) und besondere Lebensgewohnheiten (solitäres und geselliges Leben bei Fig. 254a, b). In diesen Besonderheiten spiegelt sich der auch sonst während der Diapause  $\pm$  veränderte Wasserhaushalt, der in einer Verringerung des Wassergehalts (*Phlebotomus*, S. 439, *Periphyllus*- und *Chaetophoria*-Larven) und, im Zusammenhang damit, in einer Erhöhung des Fettgehalts besonders deutlich da zum Ausdruck kommt, wo die Latenzstadien auch eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen sehr tiefe Temperaturen zeigen.

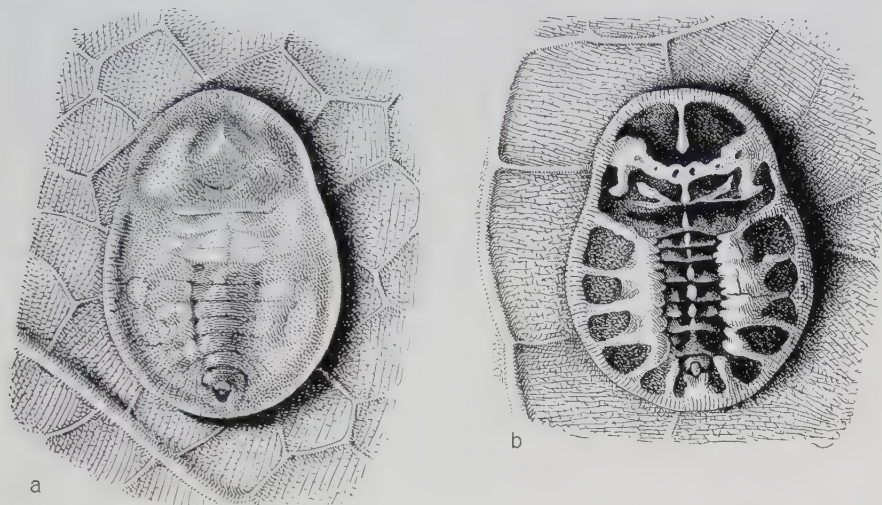


Fig. 281: *Aleurochiton complanatus* (Aleyrodidae), 4. Larvenstadium **a** Sommerform mit relativ dünner Kutikula und ohne sichtbare Wachshülle, **b** Winterform (Latenzstadium) mit starker, pigmentierter Kutikula und dicken Wachsablagerungen.

Die zahlreichen **Übergänge** zwischen dem fixierten und dem nicht-fixierten Reaktionstyp, die verschiedenartige Kombinationen der einzelnen Möglichkeiten der Fixierung darstellen, und phylogenetisch im Zusammenhang mit bestimmten Umgebungskonstellationen zustande gekommen sind, bedeuten ebenso viele Typen der Anpassung an besondere Klima-, Witterungs- und Nahrungsverhältnisse. Die Bedeutung reiner Reaktionsänderungen für die Anpassung, die auf S. 419 schon betont wurde, zeigt sich hier besonders deutlich.

Was die **Phylogenie** anlangt, so hat in unseren Breiten die Eiszeit zur Entstehung bzw. Isolierung von Stämmen mit irgendwie fixiertem Reaktionstyp zweifellos das ihre beigetragen:

Bei den einheimischen Schmetterlingen mit überwinternden Latenzstadien handelt es sich offenbar vielfach um Glazialrelikte, und dasselbe gilt, nach ihrer Verbreitung in den Alpen zu schließen, von den zu konstanter Thelytokie befähigten *Otiorrhynchus*-Arten (S. 274). Bei diesen hat sich die Isolierung konstant parthenogenesierender Stämme innerhalb der fakultativ thelytoken Ausgangsart offenbar dadurch vollzogen, daß die kälteempfindlicheren ♂♂ ausgemerzt wurden bzw. weniger weit sich verbreiten konnten.

Den Zustand der vollendeten Anpassung durch Fixierung des Reaktionstyps zeigen folgende Beispiele von phytophagen Insekten, die zu ihrer Ernährung eines ganz bestimmten Entwicklungszustands ihrer Wirtspflanze bedürfen und durch Einschaltung einer Entwicklungsruhe den eigenen Entwicklungsablauf mit der Periodizität des Pflanzenwachstums synchronisieren:

Der Apfelblattfloh *Psylla mali* legt im Herbst seine Eier an Knospen des Apfelbaums. Bekanntlich können Apfelzweige durch Wärme erst im Anfang des neuen Jahres zum Aus schlagen veranlaßt, « vorgetrieben » werden, sie zeigen eine Fixierung, die sich bei den Eiern von *Psylla mali* in verstärktem Maße wiederholt: die Eier entwickeln sich auch unter günstigsten Außenbedingungen erst zu der Zeit, da im Freien die Apfelknospen sich entfalten, die jungen Blätter also den Larven die nötige Nahrung bieten. Bei der Kirschfliege *Rhagoletis cerasi*, deren Larven im Fruchtfleisch der Kirsche minieren, zeigt die im Boden überwinterte Puppe eine Entwicklungsruhe, die im Freiland vom Juli bis März-April des folgenden Jahres dauert und durch Wärmereize erst von Dezember ab bei einem mit der Zeit ansteigenden Prozentsatz der Puppen gebrochen werden kann. Die ruhenden Sommerlarven der *Periphyllus*- und *Chaetophoria*-Arten (Fig. 239) können in verschiedenen Generationen der Virgoreihe auftreten, die Zeit ihres Auftretens scheint aber stets in die Zeit verminderten Saftstroms der Wirtspflanze (Ahorn) zu fallen, also in eine Zeit verminderter Nahrungs- und Wasserzufuhr. In dieser Zeit zeigen andere an Holzgewächsen lebende Blattlausarten erhöhte Sterblichkeit und herabgesetzte Vermehrung, die im Frühsommer sehr volkreichen Kolonien von *Phyllaphis fagi* (an Buche) oder von *Aphis sambuci* (an Holunder) sterben im Hochsommer großenteils aus, während die Sommerlarven von *Periphyllus* und *Chaetophoria* diese Zeit vollzählig überdauern, um später aus ihrer Starre zu erwachen und sich zu Sexuparen zu entwickeln.

Die Frage des Zustandekommens der Fixierung im Verlauf der Ontogenese bildet zunächst ein genetisch-entwicklungsphysiologisches Problem, dessen Lösung nur von Fall zu Fall möglich ist. Auch in dieser Hinsicht gibt es wieder eine ganze Stufenleiter von Übergängen; die wichtigsten Möglichkeiten lassen sich an dem Eintreten einer Entwicklungsruhe (Latenzzeit, Dormanz) als Beispiel demonstrieren:

Das eine Extrem stellen Fälle wie die *Periphyllus*- und *Chaetophoria*-Arten dar; die unmittelbare Abhängigkeit des zeitlichen Auftretens der Ruhelarven vom Saftstrom, die Möglichkeit ihres Vorkommens in verschiedenen Generationen legt die Annahme nahe, daß hier die Dormanz einfach von den Ernährungsverhältnissen ausgelöst wird. Einen entsprechenden Fall bilden die Larven von *Lucilia*, die durch spärliche Nahrung, Kälte oder außergewöhnlich hohe Feuchtigkeit zu einer wochenlang über die Wirkung dieser Faktoren hinausreichenden Dormanz veranlaßt werden können. Bei manchen Schmetterlingen sind es Wirkungen der Temperatur auf die späten Raupenstadien, die Vorpuppenphase oder die junge Puppe, die beim Puppenstadium Dormanz bewirken; bei *Bombyx mori* wird durch Einwirkung von Kälte auf die weibliche Raupe Dormanz bei den von dem erwachsenen ♀ hervorgebrachten Eiern ausgelöst, und ähnliche Fälle finden sich auch in anderen Ordnungen.

In jedem Fall handelt es sich, entwicklungsphysiologisch betrachtet, um eine **Determination**, deren kritische Periode (S. 245) früher oder später liegen kann und die genetisch wie üblich festgelegt, d.h. mehr oder weniger umwelt-labil, mehr oder weniger modifizierbar ist (S. 260).

Die Fixierung tritt um so klarer heraus und erscheint um so mehr als endogen bedingt, je länger die Dormanz bzw. der fixierte Rhythmus (s. *Carausius* S. 446) die Wirkung der sie auslösenden Faktoren überdauert, je mehr Funktionen sie umfaßt und je früher die



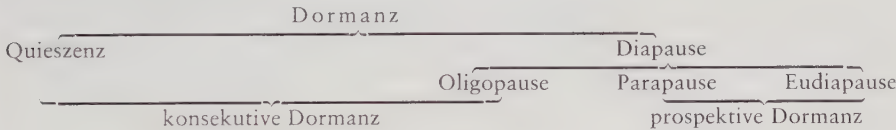
kritische Periode liegt. Die Fixierung ist da tatsächlich vorwiegend oder ausschließlich genetisch bedingt, wo hohe Umweltstabilität vorliegt, wo der Eintritt der Dormanz ohne Rücksicht auf Außenfaktoren zu einer bestimmten Zeit, in einem bestimmten Stadium oder in einer bestimmten Generation erfolgt, wie z.B. bei der Baumwollwanze *Oxycarenus hyalinipennis*, bei der die Imago in jeder dritten Generation einige Zeit als Halbruhestadium zubringt.

### 3.6.1.4. Die Dormanz und ihre Formen

Als eine offensichtlich obligatorische, ökologisch verursachte Entwicklungshemmung in der Embryogenese der Laubheuschrecke *Xiphidium ensiferum* entdeckt wurde, prägte man dafür den Begriff «Diapause». Bald wurden bei immer mehr Insekten ähnliche Erscheinungen in immer größerer Vielfalt festgestellt. Dadurch wurden als «Diapause» oft recht heterogene Erscheinungen bezeichnet, wodurch schließlich die Notwendigkeit entstand, an Stelle des einen Begriffs «Diapause» ein geordnetes Begriffssystem zu setzen. Um die ursprüngliche Definition der Diapause zu wahren, wurde als übergeordneter Begriff für alle Formen der Entwicklungsruhe die Bezeichnung «Dormanz» eingeführt.

Unter Dormanz wird ganz allgemein jede negative Abweichung von der optimalen artspezifischen Entwicklungsgeschwindigkeit embryonaler bzw. primordialer und larvaler Gewebe oder der Gonaden verstanden, die als Anpassung an ungünstige Umweltverhältnisse gelten kann. Dabei lauten die beiden Grundfragen: Welche Umweltfaktoren (Temperatur, Tageslänge, Luftfeuchtigkeit und Nahrung) bewirken direkt oder indirekt die Entwicklungshemmung und welche Faktoren können sie wieder aufheben? Der Organismus kann entweder auf eine bereits eingetretene Verschlechterung seiner Umweltbedingungen im Rahmen seiner ökologischen Potenz nachträglich mit einer Einschränkung seiner Lebensäußerungen, besonders seiner Entwicklung reagieren, oder auf Informationen über eine zukünftige Verschlechterung lebenswichtiger Entwicklungsbedingungen rechtzeitig seinen Stoffwechsel auf Sparverbrauch umstellen. Im ersten Fall spricht man von «konsekutiver» und im zweiten von «prospektiver Dormanz».

Nach H. J. MÜLLER (1970, Nova Acta Leopoldina, N.F. Nr. 191, Bd. 35, S. 1–27) gehört zu der konsekutiven Dormanz die Quieszenz und Oligopause und zur prospektiven Dormanz die Parapause und Eudiapause. Oligopause, Parapause und Eudiapause werden als Diapause zusammengefaßt und der Quieszenz gegenübergestellt. Es ergibt sich also das folgende Einteilungsschema:



Eine andere Einteilung der Dormanz schlägt A. MANSINGH (1971, Canad. Entom. Bd. 103, S. 983–1009) vor. Er möchte die Ausdehnung und Strenge der ungünstigen Umweltbedingungen in den verschiedenen geographischen Gebieten und die physiologischen und biochemischen Einrichtungen der Tiere diese zu bewältigen, mehr berücksichtigt wissen. Dabei geht er davon aus, daß die meisten Dormanzfälle in der Natur das Ergebnis von wetter- oder klimatisch bedingten Temperaturschwankungen sind, die von den Insekten in winterkalten Gebieten durch die Überwinterung (Hibernation) (= Verminderung des Stoffwechsels, Kältestarre und Entwicklungshemmung durch unteroptimale

Temperatur) oder von den Insekten in sommertrockenen Gebieten durch Übersommierung (Aestivation) (= Entwicklungshemmung und Wärmestarre durch überoptimale Temperatur) überwunden werden. Als eine dritte Form der Überwindung ungünstiger Umweltbedingungen wird der Begriff der Athermodiapause eingeführt, eine Dormanz die von anderen als Temperaturfaktoren (z.B. Feuchtigkeit, Ernährung) ausgelöst wird. Jede dieser drei Formen der Dormanz kann in drei charakteristischen Erscheinungen auftreten, und zwar als Quieszenz, Oligopause und Diapause (die allerdings erst nur bei den überwinternden Insekten eingehender untersucht sind). Nach MANSINGH werden Quieszenz durch schwache, kurzdauernde Wetterverschlechterung, Oligopause durch milde, langwährende ungünstige jahreszeitlich bedingte Klimaänderungen (wie sie in Gebieten mit nur wenig verschiedenen Wintern oder Sommern herrschen) und Diapause durch extreme und langandauernde jahreszeitlichen Klimaänderungen (wie sie in Ländern mit extremen Sommern und Wintern vorkommen) bedingt. Dabei wird der von MÜLLER eingeführte Begriff «Oligopause» anders definiert, was nur zu Unklarheiten und Verwirrung führen kann. Die Unterteilung der Diapause in Parapause und Eudiapause wird nicht angenommen, weil kein wesentlicher Unterschied in der Diapause multivoltiner und univoltiner Arten gesehen wird. MÜLLERS Einteilung, in der nicht wie bei MANSINGH bereits ein Erklärungsversuch (Temperatur als Auslöser!) enthalten ist, sondern alle Auslöser der Dormanz gleichwertig sind, erscheint mir neutraler umfassender und als Arbeitsunterlage brauchbarer zu sein, weshalb sie hier der Darstellung der Dormanzerscheinungen zugrunde gelegt werden soll.

3.6.1.4.1. **Quieszenz** liegt vor, wenn die Entwicklungshemmung sofort (oder mit nur geringer Verzögerung) eintritt, sobald sich die Umweltbedingungen verschlechtern. Dieses kann in jeder beliebigen Entwicklungsphase und jederzeit, auch wiederholt, erfolgen. Auch die Weiterentwicklung wird sofort, zu jedem beliebigen Zeitpunkt und in jeder beliebigen Entwicklungsphase fortgesetzt, sobald sich die Umweltbedingungen wieder gebessert haben. Allerdings ist dieses nur innerhalb einer artlich fixierten Schwankungsbreite möglich (Potenzamplitude). Dadurch wird die rasche Ausnutzung optimaler Bedingungen ermöglicht; allerdings sind die Schwankungen der Umweltfaktoren meistens größer als die Potenzamplituden, weshalb bei zu langer Dauer und zu häufigem Eintritt der ungünstigen Bedingungen bald irreversible Schädigungen eintreten. Unter Umständen können sie durch Gewöhnung (Akklimatisationsmechanismen) gemildert oder verzögert werden.

Die retrogressive Entwicklung, die bei Larven holometaboler Insekten (*Trogoderma glabrum*, *Tineola bisselliella*) bei Fehlen geeigneter Nahrung festgestellt wurde, kann man wohl als einen Sonderfall der Quieszenz betrachten. Während die meisten Insekten bei Fehlen von Nahrung entweder in Diapause treten oder – wenn sie dazu nicht fähig sind – nach Abbau von Fett, Glycogen und Muskulatur verhungern, können die Larven einiger Insekten mehrere Jahre hungern. Im Gegensatz zum Diapausestadium häuten sie sich aber periodisch und werden dabei nach jeder Häutung kleiner. Die retrogressive Entwicklung wird sofort beendet, sobald Nahrung zur Verfügung steht.

3.6.1.4.2. **Oligopause** liegt dann vor, wenn die Entwicklungshemmung erst mit mehr oder weniger erheblicher Verzögerung nach Eintritt der Umweltverschlechterung eintritt. Sie unterbleibt ganz oder entwickelt sich nur schwach, wenn der auslösende Faktor nicht lang genug suboptimal ist. Auch ihre Aufhebung erfolgt mit Verzögerung, die um so kürzer ist, je schneller und weiter der verantwortliche Faktor wieder in das optimale Bereich vorstößt. Da die Oligopause erst nach einer Anhäufung der Einwirkung schlechter Umweltbedingungen eintritt (kumulative Induktion), erfolgt sie in einem bestimmten Entwicklungsstadium, in der Regel

erst am Ende der Entwicklung, wenn durch das Metamorphosegeschehen der Stoffwechsel ohnehin sehr belastet ist. Als führender Faktor bei der Steuerung der Oligopause tritt immer mehr die Photoperiode in Erscheinung.

Von der Quieszenz zur Oligopause gibt es alle Übergänge, die in 3 Stufen eingeordnet werden können:

a) quieszentäre Oligopause, ausgezeichnet durch schwache Akkumulation, unbegrenzte Sensibilität und verhältnismäßig leicht mögliche Aufhebung,

b) typische Oligopause mit deutlicher Akkumulation auf einen meistens metamorphosenahen Entwicklungsabschnitt sowie gesteigerter photoperiodischer Sensibilität in einer vorangehenden Entwicklungsphase, und

c) diapausäre Oligopause mit weiterer Einschränkung ihrer sensiblen Phase auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium und Steigerung ihrer Intensität, so daß bei Wiedereintritt optimaler Bedingungen ihre Aufhebung nicht sofort möglich ist. Induktion und Aufhebung erfolgen durch den gleichen Umweltfaktor, fast ausschließlich die Photoperiode, daneben begünstigen aber die Temperatur nicht nur die Induktion, sondern später auch die Aufhebung der Dormanz.

3.6.1.4.3. **Parapause** tritt bei Arten auf, die in Gebieten mit veränderlichem Jahresablauf nur eine Generation haben. Dabei wird die Entwicklung in einem bestimmten Stadium, das nur unter veränderten Umweltbedingungen ablaufen kann, weil seine Potenzamplitude gegenüber der des vorhergehenden Stadiums verschoben ist, zwangsläufig gehemmt, wenn die bisher günstigen Bedingungen andauern, während die Entwicklung weiterläuft, wenn sich die Bedingungen in gesetzmäßiger Weise ändern, also z.B. durch Einbruch der Winterkälte. Die Weiterentwicklung setzt sofort ein, wenn die für das weitere Stadium günstigen Umweltbedingungen auftreten, die allerdings auch nur wieder für dieses eine Stadium gelten. Dafür ein Beispiel: Die Larvenentwicklung der Feldgrille *Gryllus campestris* verläuft bei Temperaturen von 25° bis 35°C nur bis zur Imago, wenn im letzten Larvenstadium eine Temperatursenkung eingeschoben wird (thermische Parapause). Es gibt auch eine nutritive Parapause bei Arten, die als Larven an anderer Nahrung wie als Imagines leben, und eine photoperiodische Parapause, wenn z.B. die Gonadenentwicklung bei den im Sommer fertigen Imagines erst mit Einsetzen der Kurztagperiode beginnt. Durch die Parapause werden die empfindlichen Stadien monovoltiner Arten in die günstige Jahreszeit eingepaßt, während die weniger empfindlichen die suboptimalen Bedingungen noch ausnützen können.

3.6.1.4.4. **Eudiapause** tritt obligatorisch nach Induktion durch ein bestimmtes photoperiodisches Signal ein, das während einer sensiblen Entwicklungsphase und innerhalb des normalen Temperaturbereichs eintreffen muß. (MANSINGH hält dagegen die Temperatur selbst für den Hauptauslöser der Diapause.) Die Weiterentwicklung ist erst möglich, wenn eine artspezifisch festgelegte Physiogenese in einem anderen, meistens niedrigeren Temperaturbereich abgelaufen ist, wobei andere Umweltfaktoren ohne Einfluß sind. Sie erfolgt aber dann nur, wenn das ursprünglich günstige Valenzbereich aller Umweltfaktoren während des Postdiapausestadiums wieder erreicht ist. Durch die jahreszeitlich bedingten Umweltänderungen werden Reize auf das Insekt ausgeübt, die von ihm über seine Rezeptororgane aufgenommen und zum Zentralnervensystem geleitet über die endokrinen Organe zahlreiche physiologische und biochemische Reaktionen nacheinander auslösen, die in Fig. 282 schematisch anschaulich gemacht sind. Die Eudiapause ist die höchste Form der Anpassung an die durch den Winter (bzw. Trockensommer) bedingten ungünstigen Umweltbedingungen.



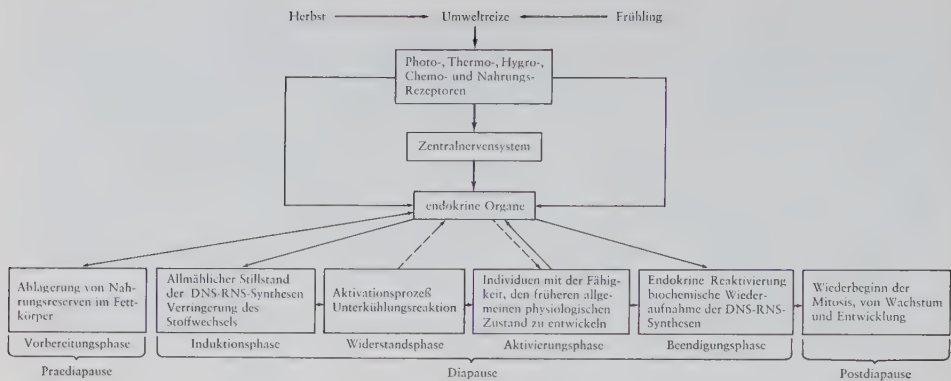


Fig. 282: Bezugsschema für die wahrscheinlichen (—→) und möglichen (----→) physiologischen und biochemischen Reaktionen im Insekt, die zur Auslösung und Wiederaufhebung der Diapause führen. (Nach MANSINGH 1971).

### 3.6.2. Perioden im Leben

der Insekten können nicht nur von periodischen Schwankungen im Komplex der Außenfaktoren, sondern auch von endogenen Rhythmen verschiedenster Art bestimmt werden oder von exo- und endogenen Faktoren abhängen:

3.6.2.1. Das gilt zunächst von den **täglich auftretenden Perioden**, der Aktivität der Tagtiere bei Tag, der Nachttiere bei Nacht und den sie ablösenden Starre- bzw. Schlafzuständen. Diese Periodizität wird durchaus nicht immer einfach vom Wechsel von Licht und Dunkel, von Wärme und Kühle, niederer und hoher Luftfeuchtigkeit ausgelöst, sondern hängt, wie der physiologische Farbwechsel bei *Carausius* (S. 446), die Adaptationsperioden der Augen bei Nachtfaltern, das Einsetzen der Tätigkeit der Leuchtorgane bei den Lampyrinen und andere genauer untersuchte Fälle zeigen, meist von  $\pm$  fixierten Rhythmen ab. Hält man die Tiere ständig im Dunkeln und unter sonst konstanten Bedingungen, dann bleibt die Periodizität erhalten und erlischt oft erst nach Wochen. Ähnliche Feststellungen kann man auch bezüglich des periodisch, d. h. zu bestimmten, für die einzelne Art verschiedenen Zeiten eintretenden Auskriechens oder Schlüpfens machen.

Die physiologische Ursache für die Tagesperiodizität ist durchweg in Stoffwechselprozessen zu suchen, bei denen in bestimmten Zeiten bestimmte Stoffmengen verbraucht werden und die wenigstens in manchen Fällen Hormonproduktion auszulösen scheinen (s. physiologischer Farbwechsel, S. 446). Die biologische Bedeutung besonders der periodisch eintretenden Akinesen ergibt sich z. B. daraus, daß Formen mit ausgesprochenen Verbergrachten, wie etwa *Carausius* oder viele Geometridenraupen, tagsüber die Starrestellung einnehmen und nur in der Nacht oder in frühen Morgenstunden fressen, während tagsüber aktive Geometridenraupen keine oder keine ausgesprochene Verbergracht haben.

3.6.2.2. Vor allem aber gelten die obigen Feststellungen von den **jahreszeitlichen Perioden**, die in Übereinstimmung mit den periodisch schwankenden Witterungsbedingungen der Jahreszeiten auftreten und die zwar bei Arten mit nichtfixiertem Reaktionstyp einfache Folgen dieser Umweltperioden sind, bei Arten mit fixiertem

oder gemischtem Reaktionstyp aber  $\pm$  ausgesprochen innere, wenn auch als Anpassung der Reaktionsweise an die regelmäßig auftretenden Schwankungen der Witterung phylogenetisch entstandene Rhythmen darstellen:

3.6.2.2.1. **Arten mit festliegender jährlicher Generationenzahl** (meist mit einer oder zwei Generationen, univoltin, bivoltin, seltener mehr) und Arten, die für eine Generation mehrere Jahre brauchen, gehören dementsprechend meist dem fixierten Reaktionstyp an. Die Generationen sind bei ihnen deutlich voneinander getrennt, zumal wenn die Eiablage sich nicht lang hinzieht; die Überwindung des Winters (oder einer Trockenperiode) findet im Latenzstadium statt (S. 516), die Zeit der Fortpflanzung, die **Flugzeit**, die bei solchen Arten deutlich hervortreten pflegt, tritt einmal im Jahr oder, wenn mehr als eine Generation vorkommt, mehrmals ein; ihre jahreszeitliche Lage richtet sich in erster Linie danach, welches Stadium (Ei, Larve, Puppe, Imago) überwintert. Bei den Formen mit mehrjähriger Generationendauer treten zwar in der Regel alljährlich Imagines auf, doch kommt es in Abständen, die der Gesamtdauer der Entwicklung entsprechen, zu stärkerem Auftreten (Maikäfer-, Zikadenjahre), wahrscheinlich infolge Nahrungskonkurrenz der Jugendstadien. Die Arten mit festliegender Generationenzahl finden sich, ebenso wie die Formen mit gemischtem Reaktionstyp (viele Aphididen, bei denen die parthenogenesierenden Generationen nicht fixiert sind, S. 358), vorzüglich im gemäßigten Klima.

3.6.2.2.2. Unter subtropischen und tropischen Formen dagegen ist der nichtfixierte Reaktionstyp die Regel, der aber auch in unseren Breiten vorkommen kann. Hier sind die je nach den Außenbedingungen **verschieden zahlreichen Generationen** (polyvoltine Arten) nicht scharf gesondert, zumal wenn die Eiablage sich lange hinzieht; alle Entwicklungsstadien können sich gleichzeitig finden und die Überwinterung findet gewöhnlich auch in verschiedenen Stadien statt, die Lebenserscheinungen bleiben lediglich so lange gehemmt, wie die Wetterlage es durch die direkten Einflüsse namentlich der Temperatur unvermeidlich macht; Winterruhe ist einfach Kältestarre (s. S. 433).

3.6.2.3. Die **nicht** oder nicht deutlich **periodischen Schwankungen** in der Wetterlage aufeinanderfolgender Jahre und wahrscheinlich auch die 11 bis 12jährige Sonnenfleckensaktivitätsperiodizität können sich durch das Eintreten von Massenvermehrungen oder durch starke Einschränkung der Individuenzahl bestimmter Arten bemerkbar machen. Innere, auf sie bezogene Rhythmen gibt es nicht, doch kann die ungünstige Wirkung klimatischer (auch jahreszeitlicher) Schwankungen dadurch einigermaßen ausgeglichen werden, daß innerhalb des Gesamtklimas eines Lebensraums im einzelnen sehr verschiedene **mikroklimatische Bedingungen** herrschen und daß die Insektenarten in verschiedenem Grade zum Aufsuchen oder Herrichten mikroklimatisch günstiger Örtlichkeiten befähigt sind.

Die Hüllen, die bestimmte Entwicklungsstadien vieler Arten aus Sekreten oder Fremdkörpern herstellen (Wachshüllen, Seidenkokons u. a.) können, da sie Befeuchtung verhindern und die Verdunstung verringern, in diesem Zusammenhang genannt werden. Die Fürsorge für den Schutz der Brut, die Brutpflege, die Viviparie und die Verpuppung in Puppenwiegen und anderen Hohlräumen, das Aufsuchen trockener Örtlichkeiten bei Regen, das Aufsuchen geschützter Überwinterungsorte, die unterirdische und minierende Lebensweise gehören ebenso hierher wie die physikalische und chemische Temperaturregulation (S. 429). Die physikalische Temperaturregulation ist größtenteils nichts anderes als ein Ausweichen vor ungünstigen und ein Aufsuchen von günstigen mikroklimatischen Bedingungen. Bei einzeln lebenden Arten wird sie vom Individuum durchgeführt und wirkt sich nur auf dieses aus, wie etwa bei den Engerlingen, die im Winter tiefer in den Boden gehen als im Sommer und sich so den Frostwirkungen entziehen; bei staatenbildenden Arten (Termiten, Ameisen) ist sie durch die Anlage des Nestes gegeben und wirkt sich auf alle im Nest befindlichen Individuen mit Einschluß der Gäste aus, zumal aber auf

die Brut, die nach Bedarf umhergetragen und so einigermaßen konstanten Temperatur-Feuchtigkeitsbedingungen unterworfen wird. Hier wie bei den Apinen, die auch eine sehr wirksame soziale chemische Temperaturregulation zeigen, sind die Jugendstadien dauernd, die Imagines wenigstens zeitweise den Schwankungen des Klimas entzogen (s. S. 429); nur durch Beeinflussung der freilebenden Imagines können sich die Witterungsfaktoren unmittelbar auf den Massenwechsel dieser hochstehenden staatenbildenden Insekten auswirken.

Daraus, daß das Aufsuchen mikroklimatisch begünstigter Örtlichkeiten nur mit Hilfe der Sinnesorgane bewerkstelligt werden kann, ergibt sich die Bedeutung der von diesen abhängigen Reaktionen für den klimatisch bedingten Massenwechsel.

Am besten läßt sich das an den verschiedenen Stechmückenarten zeigen, deren Lebensdauer durch Temperatur und Feuchtigkeit in hohem Grade, aber in etwas ungleicher Weise beeinflußt wird: *Culex pipiens* und *Culiseta annulata* halten sich bei niedriger Temperatur und der Sättigung angenäherter hoher Feuchtigkeit am besten, ihre Lebensdauer nimmt mit zunehmender Temperatur und abnehmender Luftfeuchtigkeit ab. Analog wirkende Temperaturen liegen bei *Aedes* meist wesentlich höher als bei den genannten Arten, während *Anopheles maculipennis* sich zwar bezüglich der Temperatur ähnlich wie diese verhält, aber gegen sehr hohe Feuchtigkeitsgrade empfindlich ist und sein Feuchtigkeitsoptimum etwa bei 80-90% hat. Fütterung ändert prinzipiell an diesen Verhältnissen nichts, wenn sie auch die Lebensdauer der Mücken wesentlich erhöht. Die ihnen somit nachweislich zuträglichen Lebensbedingungen wissen die Mücken auch im Versuch zu finden, im Feuchtigkeitsgefälle ziehen sich *Culex pipiens*, *Culiseta annulata* und *Aedes aegypti* alsbald in der größten Feuchtigkeit zusammen, während *Anopheles maculipennis* die Reaktion nur bei höheren Temperaturen deutlich zeigt und zudem gewöhnlich bei 80-95% Luftfeuchtigkeit zur Ruhe kommt.

Da die Mücken ausgesprochen bewegliche Tiere sind, zeigt sich bei ihnen die Bedeutung der bei den Insekten überhaupt, wenn auch in verschiedenem Grad, vorhandenen Wahlfähigkeit besonders deutlich. Wenn man weiß, wie z. B. Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse die Entwicklung, die Lebensdauer und die Aktivität einer Art bestimmen, so genügt das noch nicht, um etwa an Hand einer meteorologischen Karte die für diese Art klimatisch geeigneten Gegenden aufzusuchen. Ein so bewegliches Tier wie eine Mücke kann im kalten Land und in kalter Jahreszeit warme Plätze und in heißem Land bzw. heißer Jahreszeit kühle Plätze finden. Daher kann man auch nicht einfach sagen, daß z. B. eine bestimmte Mücke in offenen, stehenden Gräben mit klarem Wasser brüte, die Larven aber nur in einer bestimmten Temperaturspanne sich gesund entwickeln, denn dieselbe Art, die im Norden die relativ wärmsten stehenden Gewässer annimmt, legt die Eier im Süden an die Ränder verhältnismäßig kühlerer fließender Gewässer. Das Insekt hat keine Merkmöglichkeit für die vom menschlichen Standpunkt aus definierten Umgebungsgegenstände, es lebt in seiner nur ihm eigenen Umwelt. *Anopheles bifurcatus* z. B. reagiert auf Feuchtigkeit, auf Wärme und vielleicht auf gewisse Geruchsstoffe, die für ihn Merkmale, das heißt, mit anderen Worten, für die angeborenen auslösenden Mechanismen seiner Instinkthandlungen einfache Schlüsselreize darstellen (S. 144); ein stehender Graben in Skandinavien, ein fließender in Norddeutschland, Wasser im Baumschatten in Südrußland und ein Brunnen in Palästina bieten ihm diese Merkmale und sind für ihn daher das gleiche, sie sind seine bzw. seiner Brut Umwelt. Die Leistungen der Sinnesorgane und die auf ihnen beruhenden Reaktionen sind ebenso wie die spontanen neurogenen Aktionen, auf das für die Art Zuträgliche eingestellt, sie bilden einen Teil der Anpassung an die



über Aktivität, Entwicklung und Vitalität entscheidenden abiotischen Faktoren; die unmittelbaren Abhängigkeiten von diesen und die sinnesökologischen Aktionen und Reaktionen sind miteinander in ungleicher Weise im Sinne verschiedener Anpassungstypen kombiniert (MARTINI, vgl. S. 419 ff.).

Die Fixierung des Reaktionstyps und die Wahl mikroklimatisch günstiger Aufenthaltsorte bringen zwar eine Abdämpfung (Pufferung) der nicht jahreszeitlich bedingten Klimaschwankungen mit sich, sie verlöschen aber keineswegs die Abhängigkeit der Lebenszyklen von der Jahreszeit. Arten mit fixiertem Reaktionstyp zeigen diese Abhängigkeit sogar besonders deutlich, doch hat sie einen ganz anderen Grund als bei den nichtfixierten Arten. Die fixierten Arten zeigen eine auf ein ganz bestimmtes Klima eingestellte Reaktionsnorm, sie sind Spezialisten für ein ganz bestimmtes, örtlich gebundenes Klima. Da außerdem die Reaktionsnorm variiert, und zwar vielfach sehr deutlich geographisch variiert, kann man die jahreszeitliche Bindung der Generationsfolgen in jedem Fall nur für einen bestimmten Ort, für ein bestimmtes Klima angeben.

Wenn auch die Pufferung der Schwankungen des Klimas eine merkliche Dämpfung des Massenwechsels in der Zeit mit sich bringen kann, so geht sie doch niemals so weit, daß die Wirkung der Schwankungen auf das Verhältnis zwischen Vermehrungspotential und Absterbeordnung, die im zeitlichen Wechsel der Individuenzahl zum Ausdruck kommt, völlig unterdrückt würde. Es bleibt ja einmal immer das Mikroklima bis zu einem gewissen Grade vom Gesamtklima abhängig, und dann haben auch Arten, die jene Pufferung in besonders hohem Maße zeigen, stets wenigstens einen Punkt in ihrem Lebenslauf, an dem die Witterungsfaktoren angreifen können.

Bei den Ameisen und Termiten z.B. zeigen die Geschlechtstiere bei und nach dem Hochzeitsflug eine ausgesprochen klimabedingte Sterblichkeit; bei den Apinen, die sich am meisten von der Witterung unabhängig gemacht haben, kann diese unmittelbar auf die ausgeflogenen Arbeitsbienen einwirken, die sehr kälteempfindlich sind und mittelbar auf dem Weg über die Beeinflussung der nahrungsliefernden Blütenpflanzen das Entwicklungspotential und die Wintersterblichkeit verändern.

### 3.6.3. Massenwechsel, Biozönose und Abiozönose

Der letzte Fall bildet schon ein Beispiel dafür, daß die **belebten Elemente der Umwelt**, daß Organismen, die in einer Biozönose (Lebensgemeinschaft) neben einer Insektenart vorkommen, deren Massenwechsel mitbestimmen. Neben mittelbaren Wirkungen, die daher rühren, daß der Pflanzenwuchs (Bewaldung z.B.) das Gesamtklima wesentlich beeinflußt und daß auch die öko- und mikroklimatischen Verhältnisse (s. S. 536) in hohem Maße von pflanzlichen, seltener, nämlich bei parasitisch an Tieren oder in tierischen Bauten lebenden Insekten, von tierischen Organismen abhängen, sind vor allem die unmittelbar lebensfördernden und mortalitätsfördernden, entwicklungsfördernden und entwicklungshemmenden Einflüsse von Tieren und Pflanzen zu nennen, die wir oben besprachen. Als lebensfördernd und entwicklungsfördernd erweisen sich die Organismen, die Nahrung und Schutz bieten, die Wirtspflanzen, Beutetiere bzw. Wirtstiere phytophager, räuberischer oder parasitischer Insekten und die Partner in einem mutualistischen Verhältnis. Mortalitätsfördernd und entwicklungshemmend wirken die räuberischen und parasitischen Feinde.

a) In welchem Grade die **Wirtspflanze** den Massenwechsel ihrer Ausbeuter bestimmt, erhellt daraus, daß auch bei nicht streng spezialisierten phytophagen Arten (z.B. bei *Trialeurodes vaporariorum*) die Entwicklung und die Sterblichkeit auf verschiedenen Arten, ja sogar auf verschiedenen Rassen (Sorten) und verschieden gedüngten Exemplaren von Wirtspflanzen sehr verschieden sein kann. Dafür, daß auch ein Wechsel im physiologischen Zustand der einzelnen Wirtspflanze für den Massenwechsel phytophager Insekten wichtig zu werden vermag, bildet der Kalifornische Prachtkäfer *Melanophila californica* ein besonders klares Beispiel: er legt seine Eier in Rindenrisse von *Pinus ponderosa* und *jeffreyi*; die ausgekrochenen Larven bohren sich ins Kambium und verharren, solange der Baum gesund bleibt, im Anfangsstadium der Entwicklung, um schließlich nach 1–3 Jahren abzustarben. Nur wenn der Baum oder die befallene Stelle abstirbt, geht die Larvenentwicklung unter starker Nahrungsaufnahme sehr rasch bis zum 25 mm langen Altlarvenstadium weiter, und es folgt dann die Verpuppung.

b) Die lebensfördernde Wirkung eines mutualistischen Verhältnisses ist schon in dem Begriff **Symbiose** enthalten; sie zeigt sich z.B. sehr deutlich bei denjenigen Pflanzenläusen, die von Ameisen besucht, überdacht und wohl auch in den Bauten gehalten oder überwintert werden (S. 481).

c) Der Grad der Wirkung **feindlicher Organismen** auf den Massenwechsel einer Insektenart ist um so größer, je stärker sich der Feind zu vermehren vermag, je geringer seine Sterblichkeit ist, je weniger Feindindividuen nötig sind, um ein Individuum der Art zu vernichten oder wenigstens zu kastrieren (S. 485), bzw. je mehr Individuen der Art von einem Feindindividuum bewältigt werden, und je strenger der Feind auf die untersuchte Art spezialisiert ist. Das Spezialistentum hat allerdings eine gewisse Abhängigkeit der Feindart vom Opfer im Gefolge, insofern eine starke Verminderung der Individuenart der verfolgten Art durch den Verfolger diesem Nahrungsmangel und erhöhte Mortalität bringen muß, wenn er nicht fähig ist, zu anderer Nahrung überzugehen. Ein Mangel in irgendeinem der Punkte, die eine Feindart besonders gefährlich machen, kann dadurch ausgeglichen werden, daß ein anderer Punkt besonders hervortritt. So gleicht bei den insektenfressenden Vögeln die ungeheure Gefräßigkeit das Fehlen eines strengen Spezialisismus und die geringe Vermehrungsziffer einigermaßen aus.

Jede Insektenart steht im Mittelpunkt eines Komplexes von Organismen, die in größerem oder geringerem Grade schädigend oder fördernd auf sie wirken, die unter sich wieder in Beziehungen stehen und von anderen Organismen, die untersuchte Art eingeschlossen, unmittelbar beeinflußt werden (auch Nahrungskonkurrenz kommt hier in Betracht). Jede Insektenart ist so in eine **Lebensgemeinschaft** (Biozönose, **Biozön**) eingegliedert und reagiert auf Änderungen in deren Bestand durch Schwankungen der Individuenzahl. Die Wirkung der belebten Umwelt auf den Massenwechsel einer Art ist aber durchaus nicht konstant, denn der Ring der abiotischen Faktoren (**Abiozön**) legt sich um den ganzen Komplex von Organismen und beherrscht den Massenwechsel der untersuchten Art in doppelter Weise, unmittelbar im Sinne des vorhergehenden Abschnittes und mittelbar durch Einwirkung auf die anderen Glieder der Biozönose, zumal auf die die untersuchte Art direkt beeinflussenden Organismen.

Es bedarf bloß eines Hinweises darauf, daß der Ernährungszustand und die Turgeszenz der **Wirtspflanze** von der Bodenbeschaffenheit und der Wetterlage unmittelbar abhängen, daß die Entwicklung pilzlicher **Parasiten** von der Luftfeuchtigkeit bestimmt wird, daß die Fraßtätigkeit und die Entwicklung tierischer Räuber so gut wie ihre Mortalität klimabedingt ist (s. unten) und daß schließlich die **symbiotischen** Flagellaten des Termitendarms von hohen Hitzegraden ebenso geschädigt oder im extremen Fall sogar vernichtet werden

wie die symbiotischen Bakterien in den Myzetomen von *Oryzaephilus surinamensis*, um zu zeigen, daß die positive wie die negative Wirkung von Fremdorganismen von abiotischen Faktoren bestimmt wird.

Zahlenmäßig erfassen läßt sich also der Einfluß eines Fremdorganismus auf den Massenwechsel einer Art nur, wenn man weiß, in welchem Maß der Organismus auf Schwankungen der Außenfaktoren, zumal der Witterungsfaktoren, reagiert, wenn man, anders ausgedrückt, seine Aktionsbasis und Reaktionsnorm kennt und sie mit der Aktionsbasis und Reaktionsnorm der untersuchten Art vergleichen kann:

Bei dem einheimischen, räuberisch von Blattläusen lebenden Marienkäfer *Coccinella septempunctata* übt zwar die Temperatur einen bedeutsamen Einfluß auf die Fraßtätigkeit aus insofern, als erhöhte Temperatur die tägliche Fraßmenge der Imago und der Larve steigert, die Gesamtfraßmenge des einzelnen Individuums wird aber durch hohe Temperatur eher erniedrigt als erhöht. Das kommt daher, daß das letzte Larvenstadium dasjenige Entwicklungsstadium des Käfers ist, das am meisten Nahrung zu sich nimmt. Da erhöhte Temperatur die Larvenentwicklung verkürzt, wird sie also vermindern auf die Fraßmenge wirken. Wenigstens gilt das in unserem Klima, in dem auch unter günstigen Bedingungen nur eine Generation zur Entwicklung kommen kann. Temperatursteigerungen, die für die Massenvermehrung der Blattläuse innerhalb gewisser Grenzen unter allen Umständen günstig sind, sind, ebenfalls unter allen Umständen, für die Fraßtätigkeit von *Coccinella* ungünstig. Gerade wenn die Vermehrung der Blattläuse sehr stark ist, wird also die Tätigkeit der Käfer relativ wenig ins Gewicht fallen, wohl aber können die Käfer, wenn die Umweltsbedingungen zu irgendeinem Zeitpunkt die Massenvermehrung der Blattläuse ohnehin schon eindämmen, durch ihre wenig gestörte oder sogar geförderte Fraßtätigkeit vollends unter den sich nur schwach vermehrenden Blattläusen aufräumen und so zu dem oft so auffallenden plötzlichen Verschwinden derselben beitragen. Will man die Gesamtwirkung von *Coccinella* beurteilen, so muß man noch die geringe Widerstandsfähigkeit der Jungkäfer gegen Nahrungsmangel berücksichtigen. Diese erklärt nämlich die Tatsache, daß in manchen Jahren im Frühling sehr wenige Altkäfer auftreten, während in anderen Jahren, denen ein gutes Blattlausjahr vorausging, Altkäfer schon in den ersten Frühlingstagen in großen Massen sich einstellen. Die Mortalität und damit auch die Vermehrung der Käfer hängt also nicht nur unmittelbar von den abiotischen Faktoren ab, sondern auch mittelbar von den klimatischen und Ernährungsverhältnissen des vorigen Jahres.

Findet also in diesem Fall schon eine Rückwirkung des Massenwechsels des Opfers auf den Massenwechsel und damit auf die Vernichtungstätigkeit des Verfolgers statt, so gilt dasselbe noch viel offenkundiger für **raubentoparasitisch** lebende Verfolger, z.B. für Schlupfwespen: Die klimabedingte Mortalität der von Schlupfwespen besetzten Entwicklungsstadien des Wirts muß die Mortalität des Parasiten beeinflussen, der mit dem Wirt abstirbt, wenn er nicht schon vor der Verpuppung steht. Andererseits kommt bei diesen Parasiten, deren Larven ja stets höchstens ein Wirtsindividuum töten, einer etwaigen Steigerung der Fraßtätigkeit durch Außenfaktoren keine Bedeutung zu, wohl aber wie bei den Räubern der Beeinflussung des Entwicklungspotentials durch abiotische Umwelteinflüsse. In dieser Beziehung können sich Parasiten oft sehr viel anders verhalten als ihre Wirte. So ist z.B. die Chalcidide *Encarsia formosa* hinsichtlich der Entwicklung ausgesprochen stenotherm im Gegensatz zu ihrem eurythermen Wirt *Trialetrodes vaporariorum*. Infolgedessen kann, obwohl das Temperaturentwicklungsoptimum bei beiden Arten ziemlich gleich hoch (um 30° C) liegt, der Parasit seine Vernichtungstätigkeit bei relativ niedrigen Temperaturen (um 20°), die für den Wirt sehr günstig sind, nicht entfalten; er bleibt, wenn solche Temperaturen vorliegen, in seiner Vermehrung so weit hinter dem Wirt zurück, daß seine Wirkung praktisch gleich Null wird.

Ist eine parasitische Art nicht streng spezialisiert, so hängt ihre Wirkung auf den Massenwechsel ihrer Opfer von der meist in ungleicher Weise durch abiotische Faktoren bedingten



Bevölkerungsdichte der in erreichbarer Nähe lebenden verschiedenen Wirtsarten ab. Bei der Chalcidide *Brachymeria euploae*, deren Larven in Puppen der in Gambirpflanzungen Sumatras als Schädlinge auftretenden Schmetterlingsarten *Oreta carnea* (Drepanide) und *Margaronia marinata* (Pylalide) leben, machen im Versuch ♀♀, denen nach dem Schlüpfen längere Zeit keine Wirtspuppen zur Eiablage zur Verfügung stehen, eine eigenartige Krise in der Eierproduktion durch: in den Ovariolen kommt es zu Stauungen und Verteilungen mit nachfolgender Resorption der Eier. Die dadurch bewirkte Herabsetzung des Vermehrungspotentials kann sich im Freiland nur zu Zeiten einstellen, in denen beide Wirtsarten eine geringe Bevölkerungsdichte zeigen. Wird nur eine Art selten, so dient die andere als Parasitenreservoir, von dem aus die andere Art schnell wieder parasitiert werden kann, wenn sie häufiger wird. Dementsprechend hängt auch die Wirkung des polyphagen Eiparasiten *Trichogramma evanescens* auf die Sterblichkeit der Eier des Kiefernspanners davon ab, daß andere, sonst für die Bevölkerungsbewegungen des Spanners gleichgültige Insekten- oder Brutgelegenheiten auch in den Zeiten bieten, da Spanner- oder Eiparasiten fehlen oder nicht in Massen vorhanden sind. Ganz entsprechende Zusammenhänge sind auch bei den Auswirkungen der Fraßtätigkeit räuberischer Formen zu berücksichtigen.

Je tiefer man, autökologisch vorgehend, in die vielfältigen, verwickelten Beziehungen zwischen der einzelnen Art und ihrer Umgebung eindringt, um so klarer sieht man, daß der Massenwechsel der Art zwar nicht selten durch einen einzelnen Faktor entscheidend oder überwiegend bestimmt wird, daß aber jeder dieser Faktoren stets in das ganze Beziehungsgefüge Organismus-Umwelt eingegliedert ist und daher in seinen Auswirkungen ohne Berücksichtigung des Ganzen nicht verstanden werden kann. Die Gesamtheit der den Massenwechsel bestimmenden, nach Spezies, Ort und Zeit verschiedenen Faktoren, die endogen oder exogen, biotischer oder abiotischer Art sein und gradologisch unterschiedliche Bedeutung haben können, bezeichnet man ganz allgemein als ein Ökosystem.

Als rein autökologischer Begriff ist das Monozön das System von Individuum oder Art und direkter Umwelt und als demökologischer Begriff das Demozön entsprechend das System von Population und Umwelt. Ein dem Demozön untergeordneter Begriff, der nur den Komplex aller artgebundenen und aus der Umwelt stammenden Faktoren, die den Massenwechsel einer Art bedingen, umfaßt, ist das Gradozön. Darauf beziehen sich im wesentlichen die folgenden Ausführungen, die in dem Rahmen eines Grundrisses der Insektenkunde nur die für das Verständnis des Schadauftritts vieler Insekten wichtigen Beziehungen in einem Ökosystem beispielhaft behandeln können.

Die Art selbst kann dabei nicht nur als Gegenspieler, sie muß auch als Glied des Ökosystems betrachtet werden. Denn das wesentliche Kennzeichen des Ökosystems ist die Selbstregulation, es handelt sich um ein System, das zwar in steter Schwankung begriffen ist, aber doch normalerweise nur um einen Mittelzustand pendelt. Und an dem Zustandekommen dieses labilen Gleichgewichts ist die Art selbst (s. S. 458) ebenso beteiligt wie die anderen, belebten und unbelebten Glieder des Ökosystems, das wir demnach als den für die Bevölkerungsbewegungen entscheidenden Ausschnitt aus der artspezifischen Organisation und Umwelt begreifen und daher, wie den Umweltbegriff, als Beziehungsbegriff fassen müssen.

Die Verschiedenheit der Ökosysteme der einzelnen Arten zeigen folgende Beispiele:

In einer armen Biozönose ist das Ökosystem klein, in der Sandwüste (S. 423), in Höhlen (S. 422), im Weinberg treten die biotischen Faktoren hinter den abiotischen zurück; der Massenwechsel der Traubenwickler z.B. wird fast ausschließlich von der Witterung bedingt. Ähnlich kleine Ökosysteme mit nur wenigen Gliedern finden wir bei Holzfressern –

der Massenwechsel des Hausbocks wird im wesentlichen von der Qualität der Nahrung und von der Temperatur bestimmt – und bei Vorratsschädlingen sind Temperatur, Quantität (Fig. 286) und Qualität der Nahrung, die gleichzeitig Medium ist, in der Regel die einzigen dichteregulierenden Außenfaktoren.

Nähert sich das Ökosystem um so mehr einem einfachen Wechselspiel zwischen der spezifischen Organisation, dem Wetter und der Nahrung, je ärmer die Biozönose ist, so wird es um so umfangreicher, je reicher die Biozönose gegliedert ist und je größer damit die Möglichkeit wird, daß andere Organismen sich in das Spiel einschalten. Ein Forstschädling, der in der reichen Biozönose Wald lebt, hat ein entsprechend umfangreiches Ökosystem, in dem vor allem die biotischen Faktoren stark und mit höchst verschiedener Wirkungsweise vertreten sind.

Als Beispiel sei eine Analyse der Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius*) auf Versuchsflächen der Letzlinger Heide angeführt: «Im Puppenstadium wurden geringe Anteile durch Räuber (Schwarzwild, Mäuse) und Parasiten vernichtet. Die Falter wurden zu 42–79% Opfer räuberischer Tiere, vornehmlich Spinnen, die Witterung hatte offenbar keinen Einfluß auf die Mortalität. Die Schlupfwespe *Trichogramma evanescens* vernichtete etwa  $\frac{2}{3}$  aller abgelegten Eier. Auf einer Versuchsfläche trat der eigenartige Fall ein, daß durch den verschwenderischen Fraß gleichzeitig auftretender Nonnenraupen die mit Spanneiern besetzten Nadeln zu Boden fielen und die hier auskriechenden Eiräupchen abstarben. Die Eiräupchen starben zu 19–58% durch Spinnen, Wanzen und, hauptsächlich, durch die unmittelbare Wirkung heftiger gewittriger Niederschläge. Von den Raupenstadien II–IV fielen 10–15% Räubern zum Opfer, die Altraupen gingen zu 8–45% vorwiegend an einer bakteriellen Seuche zugrunde, das Raupenstadium wies also eine Gesamtsterblichkeit von 81–98% auf. Die das Puppenlager erreichende Restbevölkerung erlitt noch vor der Verpuppung starke Abgänge von durchschnittlich 68% durch den Parasiten *Campoplex angustatus* und durch eine Bakteriose, und schließlich fanden noch nach der Verpuppung Ichneumoniden und Tachiniden weitere Opfer in Höhe von 0–26%. Jedes Entwicklungsstadium verlor also mehr als die Hälfte seines Ausgangsbestandes, und zwar hauptsächlich durch biotische Faktoren, jedes Stadium fand neue Gegner in den verschiedensten Mitgliedern der Kiefernwaldbiozönose.»

Hat man den Begriff «Ökosystem» als einen Beziehungsbegriff erfaßt, so erscheint es nicht verwunderlich, daß die Ökosysteme verschiedener Arten ungleich sind, auch wenn diese im gleichen Raum leben. Denn die Verschiedenheit rührt zum großen Teil von den ungleichen artspezifischen Ansprüchen an die Umgebung her, mit anderen Worten, von der spezifischen Umwelt, die eine Art aus dem ganzen Komplex der Umgebung als die Gesamtheit ihrer Lebensansprüche herauschneidet. Zum anderen, kleineren, aber keineswegs unwesentlichen Teil beruht die Ungleichheit der Ökosysteme auf der Verschiedenheit der mehr oder weniger zahlreichen Lebensstätten, in denen die Art als Population ihre Umwelt verwirklicht findet. So kommt es, daß Populationen gleicher Art in ungleicher Umgebung verschiedene, namentlich verschieden umfangreiche Ökosysteme haben können und daß es in Rand- und Grenzgebieten mancherlei Übergänge gibt. So kann es z. B. vorkommen, daß ein stenothermer Parasit ausfällt, wenn die Temperaturverhältnisse sich innerhalb der von der Art selbst ertragenen Grenzen von Ort zu Ort ändern, daß ein anders reagierender Parasit für ihn eintritt usw. Bei euryöken Arten mit sehr weitem Verbreitungsgebiet, z. B. beim Schwammspinner *Lymantria dispar*, der die paläarktische Zone von Spanien bis Japan besiedelt, ändert sich auf Grund derartiger Abhängigkeiten die Parasitengarnitur von West nach Ost grundlegend.

Die Verschiedenheit der Ökosysteme wirkt sich in einem **unterschiedlichen Verlauf der Bevölkerungsbewegungen** der einzelnen Arten aus. Geht man von dem Gedanken aus, daß einer Population stets nur ein begrenzter, wenn auch noch so weiter Raum zur Verfügung steht, so kann man ein Grundsche ma des Massenwechsels aufstellen, das die wichtigsten, im Zuchtversuch und im Freiland beobachteten Phasen der Bevölkerungsbewegungen zusammenfaßt (Fig. 283), aber noch nichts über ihre Ursachen aussagt:

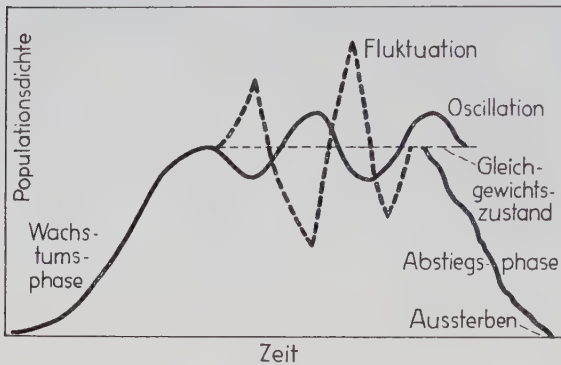


Fig. 283: Schema der verschiedenen Phasen der Änderungen der Bevölkerungsdichte in einer Population. (Nach ALLEE, EMERSON, PARK, PARK u. SCHMIDT).

Der Wachstumsphase, die den Anfang der Kurve bildet, begegnet man im Zuchtversuch, wenn einem Insektenpaar oder einer kleinen Ausgangspopulation eine begrenzte Menge Nahrung zur Verfügung steht (Fig. 284). Die Kurve zeigt zunächst einen langsamen, dann einen schnellen Anstieg und nähert sich endlich asymptotisch einer Geraden, die den Gleichgewichtszustand der Populationsdichte bedeutet. Im Zuchtversuch wie im Freiland ist dieses Gleichgewicht aber fast stets labil, und die Bevölkerungsdichte zeigt Oszillationen, d.h. sie schwankt ziemlich regelmäßig (auch zeitlich) um einen Mittelzustand (Fig. 285a) oder sie zeigt Fluktuationen, d.h. die Schwankungen sind ganz unregelmäßig (Fig. 285c) und können zu Massenvermehrungen mit allen Folgeerscheinungen einer Übervölkerung führen. Beide Extreme sind durch Übergänge miteinander verbunden (Fig. 285b) und in der freien Natur schwer voneinander abzugrenzen. Die

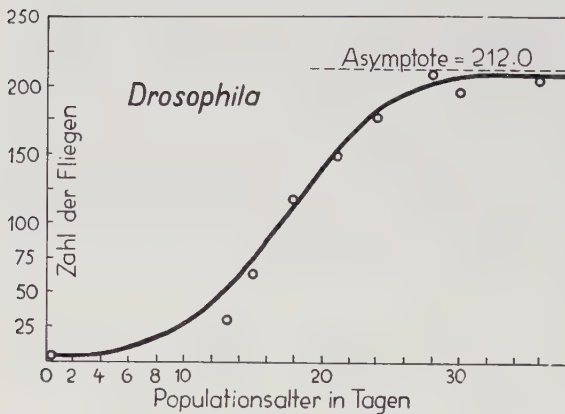


Fig. 284: Wachstum einer Laboratoriumspopulation von *Drosophila melanogaster* bei gegebener Nahrungsmenge. (Nach PEARL).



Phase eines Massenwechsels in mäßigen Grenzen ist es, die wir im Freiland am häufigsten antreffen (Beispiel: Eichenwickler) und im Zuchtversuch vor uns sehen, solange der Population ausreichende Nahrung zur Verfügung steht. Im Anschluß an die Massenvermehrungen (Gradationen, Übervölkerung), die im Freiland bei anderen Arten in kürzeren oder längeren, mehr oder weniger regelmäßigen Abständen auftreten, kommt es zu einer oft katastrophalen Verminderung der Bevölkerungsdichte, die im Zentrum der Gradation zu einem völligen Zusammenbruch führen kann und der Krisenerscheinungen vorauszuweichen pflegen. Der rechte Teil der Kurve Fig. 283 deutet diese Erscheinungen an, die auch in Zuchten eintreten, wenn Quantität und Qualität der Nahrung im Verhältnis zur Populationsdichte allzusehr abnehmen.

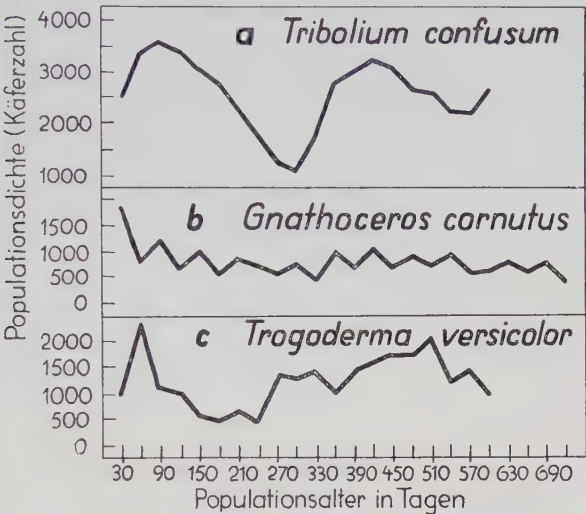


Fig. 285: Schwankungen der Bevölkerungsdichte bei zwei Tenebrioniden und einem Dermestiden unter vollkommen gleichen experimentellen Bedingungen. (Nach PARK, GREY u. LUTHERMAN).

Damit ist aber nicht gesagt, daß auch in allen anderen Fällen der Nahrungsfaktor oder Außenfaktoren überhaupt für den Massenwechsel und besonders für den Zusammenbruch von Massenvermehrungen allein ausschlaggebend sind, im Gegenteil, die Bevölkerungsbewegungen können, auch wenn sie sich äußerlich ähnlich sehen, sehr unterschiedliche, in der Verschiedenheit der Ökosysteme begründete Ursachen haben. Dabei ist wieder zu berücksichtigen, daß zum Gefüge des Ökosystems auch die autökologisch als dessen Mittelpunkt betrachtete Artpopulation selbst gehört und daß daher Faktoren, die, wenigstens von der Population aus gesehen, als endogene, als Innenfaktoren zu bezeichnen sind, für die Populationsdynamik nicht minder wichtig sind als die einwandfrei exogenen, die Außenfaktoren. Bedeutung und gegenseitige Abhängigkeit der beiden Faktorengruppen ergeben sich aus den folgenden Beispielen und Überlegungen:

Daß ein einziger **Außenfaktor** das Wachstum einer Population begrenzen kann, zeigt für den Nahrungsfaktor als Beispiel Fig. 286; je nach der Mehlmenge, die der wachsenden *Tribolium*-Population von Anfang an zur Verfügung steht, erreicht sie den Gleichgewichtszustand mit einer ganz verschieden hohen Bevölkerungsziffer. Einen etwas verwickelteren Fall zeigt der Ameisenlöwe (S. 419), bei dem der im Verhältnis zu den Raumansprüchen des Individuums fast immer geringe Umfang des adäquaten Wohnraums zusammen mit der Unsicherheit des Nahrungserwerbs eine starke Einschränkung der Besiedlungsdichte

auch dann sehr schnell erzwingt, wenn eine große Zahl von Eiern an der gleichen Stelle abgelegt wird. Nahrungs- und Raumkonkurrenz zwischen den Individuen einer Population gehören aber bereits zu den populationsendogenen, den **Innenfaktoren**, die bei genauerem Zusehen auch bei *Tribolium* ihre begrenzende Rolle spielen: Vergleicht man die drei Kurven von Fig. 285, so sieht man, daß bei vollkommen gleichen Temperatur-, Feuchtigkeits- und Nahrungsbedingungen die Schwankungen der Bevölkerungsdichte durchaus artspezifisch sind, also einwandfrei auf die nicht geringe Bedeutung der spezifischen Organisation, der Aktionsbasis und Reaktionsnorm hinweisen. Auch der Gleichgewichtszustand, der in den beiden Fällen von Fig. 286 erreicht wird, ist nicht allein von der Nahrungsquantität abhängig, sondern eine Auswirkung der bei verschiedener Nahrungsquantität ungleichen Nahrungskonkurrenz und -konditionierung (S. 458).

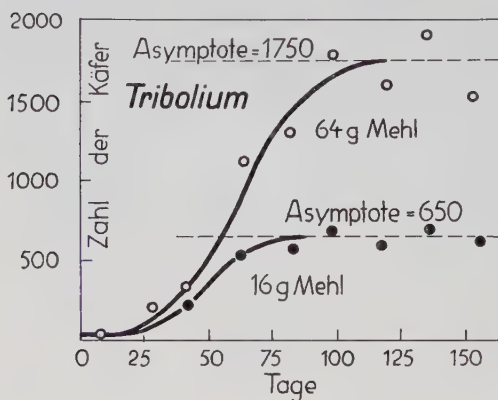


Fig. 286: Wachstum zweier Laboratoriumspopulationen von *Tribolium confusum*, angesetzt mit verschiedenen Nahrungsmengen. (Nach GAUSE).

Einen Schritt weiter führt die Betrachtung polyvoltiner Arten, die im Laufe aufeinanderfolgender Jahre immer wieder eine deutliche, jahreszeitliche Periodizität der Bevölkerungsdichte zeigen. So setzt bei *Trialeurodes vaporariorum*, bei der das ganze Jahr über alle Entwicklungsstadien nebeneinander vorkommen, in unseren Breiten im Gewächshaus die Hauptvermehrung stets im Winter ein, dauert bis in den Frühsommer und führt oft zu einer starken Übervölkerung mit Krisenerscheinungen, die im Hochsommer zu einer bis in den Herbst hineinreichenden rapiden Verminderung besonders der imaginalen Bevölkerung führen. Neben den ungünstigen Einwirkungen der hohen, im Sommer im Gewächshaus herrschenden Temperaturen auf die Vitalität, die besonders bei den lebhaft beweglichen Imagines, weniger bei den seßhaften Jugendstadien zum Ausdruck kommen, sind es parasitische Pilze und Schlupfwespen (*Encarsia*, s. S. 527), also Außenfaktoren, aber auch die Folgen der allzudichten Besiedelung der Wirtspflanze, gegenseitige Störung, Verschmierung mit dem eigenen flüssigen Kot usw., also populationsendogene Faktoren, die den Zusammenbruch der Massenvermehrung herbeiführen. Die dichte Besiedelung begünstigt die schnelle Ausbreitung der Infektion mit tierischen und pilzlichen Parasiten, die hohen Temperaturen erhöhen die Vermehrungsziffer und damit die Bevölkerungsdichte, die Außen- und Innenfaktoren steigern sich also gegenseitig in ihrer Wirkung.

Begrenzen endogene Faktoren in der bisher geschilderten Weise den Massenwechsel, so kann man von einem **Konkurrenztyp** ihrer Wirkung sprechen und kann dabei die möglichen Veränderungen des Erbgefüges der Population vernachlässigen.

Bei den Arten, die in längeren, meist vieljährigen, mehr oder weniger regelmäßigen Perioden Massenvermehrungen und deren Zusammenbrechen zeigen, so bei

vielen Forstschädlingen, z.B. bei der Nonne (*Lymantria monacha*) oder der Forleule (*Panolis flammea*), geht das nicht an: Freilandbeobachtungen und Zuchtversuche zwingen hier gleichermaßen dazu, gerade die populationsgenetischen endogenen Faktoren mit ihrer gradationsbegrenzenden Wirkung ins Auge zu fassen, die durch den Ausdruck **Degenerationstyp** umschrieben werden soll:

Jede Population hat eine bestimmte Erbstruktur, die sich in der populationspezifischen Organisation (Aktionsbasis und Reaktionsnorm) manifestiert. Genetisch vollkommen einheitlich sind nur solche Populationen, die von einem parthenogenesierenden ♀ abstammen, z.B. manche Blattlauskolonien. In allen anderen Fällen tragen die einzelnen Individuen mehr oder weniger verschiedenes Erbgut in sich, die Erbstruktur der Population ist also mehr oder weniger uneinheitlich und kann daher, selbst wenn man von der Möglichkeit des Auftretens neuer Mutanten absieht, nicht als unveränderlich betrachtet werden. In rasch wachsenden Populationen können Degenerationserscheinungen schon durch Herausmenden vorhandener rezessiver, vitalitätssenkender Erbfaktoren auf dem Wege der Inzucht zustande kommen und durch zeitweiliges Nachlassen des Selektionsdrucks bis zu einer allgemeinen Verschlechterung der physiologischen Leistungen in der Population gesteigert werden. Schon der Gebrauch des Wortes «Selektion» zeigt, daß der Enderfolg der Betätigung der populationsgenetischen endogenen Faktoren von einer Wechselwirkung zwischen ihnen und der Umgebung abhängt. Wenn aufeinanderfolgende Generationen von Nonnenraupen gleicher Herkunft unter gleichen Außenbedingungen verschiedene Mortalitätsdiagramme zeigen (S. 439), so ist die Sterblichkeit unter der Wirkung gleicher exogener, z.B. Temperatureinflüsse, und ungleicher genetisch bedingter endogener Faktoren in jeder Generation zustande gekommen als eine der Modifikationen der Sterblichkeit, die unter verschiedenen Temperaturbedingungen auftreten könnten. Und wenn bei dem Marienkäfer *Adalia bipunctata* im Sommer die roten, im Winter die schwarzen Varianten eine höhere Sterblichkeit zeigen, so rührt das daher, daß bei den roten Formen das zusammen mit dem Farbkleid erblich festgelegte Temperatur-Vitalitätsoptimum tiefer liegt als bei den schwarzen und daß daher extrem tiefe und extrem hohe Temperaturen eine Selektionswirkung zugunsten der roten bzw. schwarzen Käfer ausüben.

Das Nachlassen des Selektionsdrucks, von dem oben die Rede war, muß bei Massenvermehrungen vorausgesetzt werden, denn es bedeutet nichts anderes als ein Absinken des Umweltwiderstands, der zu anderen Zeiten physiologisch minderwertige Individuen ausmerzt und überhaupt die Bevölkerung in den Grenzen des Normalbestands hält. Das Absinken dieses Widerstands zeigt sich am deutlichsten im Zentrum der Massenvermehrung, wo auch die Krisenerscheinungen am deutlichsten zutage treten. Sie können z.B. bei der Nonne zu einem vollständigen Aussterben der Population dieses Gebietes führen, das dann vom Randgebiet her, wo die Population schärferer Selektion ausgesetzt war und daher konstitutionell gesund blieb, wieder besiedelt wird. Natürlich sind es auch beim Degenerationstyp nicht die Degenerationserscheinungen allein, die zum Zusammenbruch einer Gradation führen. Vielmehr kommen Nahrungsmangel durch Konkurrenz und Kahlfraß, räuberische und parasitische tierische Feinde, Pilzkrankheiten und Polyödrosen hinzu und dezimieren die ohnehin anfällige und in ihrem Vermehrungspotential geschwächte Bevölkerung.

Welche Bedeutung dabei den mit dem Ausdruck «biotische Faktoren» zusammengefaßten Umgebungswirkungen zukommen kann, zeigt das oben ausgeführte Beispiel von *Bupalus piniarius*. Wie durch eine Änderung der Ernährungsbedingungen, die bei einer Gradation eintreten muß, die Wirkung eines einzigen biotischen Faktors ins Ungemessene gesteigert werden kann, ergibt sich aus den auf S. 489 gemachten Angaben über die Polyödrosen. Gradation, Krise und katastrophaler Zusammenbruch sind Ausnahmezustände; solange sie andauern, gewinnen zahlreiche populationsbeschränkende Außen- und Innenfaktoren eine Bedeutung, die ihnen sonst nicht zukommt.



Denn wenn auch nur selten ein einziger Faktor bei der Begrenzung der Bevölkerungsbewegung so den Ausschlag gibt wie bei den Erdschnaken (s. S. 515) die Witterungsverhältnisse des Spätsommers und Herbsts, von denen die Bodenfeuchtigkeit abhängt, so gilt doch unter einigermaßen normalen Umständen die folgende Regel:

Diejenigen Faktoren des Ökosystems bestimmen in erster Linie, ja zuweilen fast ausschließlich die Bevölkerungsbewegungen einer Art in einer Lebensstätte, die dem Entwicklungsstadium der Art, das die kleinste Reaktionsbreite besitzt, also am meisten stenök hinsichtlich der in Frage kommenden Faktoren ist, in der am meisten vom Optimum abweichenden Quantität oder Intensität zur Verfügung stehen.

### 3.7. Die Beziehungen zwischen den Gliedern einer Lebensgemeinschaft und die darauf wirkenden Einflüsse (Synökologie)

Die im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Faktoren sind aber auch stets in dem Beziehungsnetz des ganzen Ökosystems verfangen, sie sind als Glieder des Holozöns aufzufassen, des ganzen Gefüges der in einem bestimmten, durch bestimmte abiotische Faktoren, das Abiozön, gekennzeichneten Biotop lebenden bestimmten **Biozönose** (Biozön). Eine spezielle Charakterisierung der einzelnen Biozönosen und Biotope ist Aufgabe der **Synökologie** (Biozönologie oder Biozönotik) und geht über die Aufgabe eines der Insektenkunde allein gewidmeten Buches hinaus. Als Ergänzung dessen, was aus den vorstehenden Ausführungen, besonders den S. 512ff. u. 525ff., über dieses Gebiet zu entnehmen ist, sei noch ein übersichtliches Beispiel genannt, das grundsätzlich wichtige Feststellungen gestattet:

Bei der Untersuchung der Stechmückenplage in den arktischen Ländern (Schwedisch-Lapland) stellte sich heraus, daß die Larven und Puppen der Mücken (hauptsächlich *Aedes*-Arten) in stehenden kleinen und kleinsten Tümpeln leben, die sich im ersten Frühjahr bilden und in der warmen Jahreszeit  $\pm$  vollständig eintrocknen. Wasser zur Speisung der Tümpel liefert die Schneeschmelze, es sammelt sich in den zahlreichen vorhandenen Senken, ebenso wie in unseren Breiten, versickert aber nicht schnell im Boden, da dieser in der Arktis zunächst nur oberflächlich auftaut. Der in geringer Tiefe (20–25 cm) gelegene Frostboden bildet eine wasserstauende Schicht, Mückentümpel können sich also überall bilden, während sie bei uns nur auftreten können, wo undurchlässiges Gestein, Lehm oder Ton das Wasser am Versickern hindern. Nur langsam schrumpfen die Tümpel ein in demselben Maße wie der Boden auftaut; nach 4 bis 8 Wochen sind sie verschwunden. Vorher haben die Stechmücken ihre Eier in den feuchten Uferboden der Tümpel abgelegt (s. S. 461), die Eier kommen aufs Trockene, frieren im Winter auch ein, ohne Schaden zu nehmen. Im Frühjahr, wenn sich wieder Wasser angesammelt hat, kriechen die Junglarven aus und finden reiche Nahrung in dem Humusboden, an den tierischen und pflanzlichen Mikroorganismen des Grundes. Soll sich die Entwicklung vom Ei bis zur reifen Mücke in den wenigen Wochen des Bestehens der Bruttümpel vollziehen können, so muß sich das Wasser trotz der Unterlagerung des Frostbodens genügend stark erwärmen. Die Moose und der torfige Grund der Gewässer wirken als Isolatoren gegen den Frostboden; die gerade in der Arktis besonders starke Sonneneinstrahlung erwärmt, wie Messungen in der entscheidenden Jahreszeit (Mai–Juni) zeigen, das Wasser bis über 22°C und das zu einer Zeit, da die Lufttemperatur am Tage maximal zwischen 4,9 und 19,3° schwankt und nachts noch unter

0° sinken kann. Die Temperaturbedingungen sind also für die Mückenbrut nicht ungünstiger als im gemäßigten Klima. Den Riesenmassen der ausschlüpfenden Mücken, deren ♀ nur Eier ablegen können, wenn sie Blut gesogen haben (Reifefraß S. 261), stehen als Blutspender vor allem die Rentiere, aber auch die Nagetiere jener Gegenden zur Verfügung, die stets zahlreichen Wühlmäuse und, in geringerem Grad, wegen ihrer Bewegungsunruhe, die zeitweise in unvorstellbaren Mengen auftretenden Lemminge. Zu den Säugern gehört wiederum deren ganze Parasitenfauna, die Zecken, Milben, Mallophagen, Läuse und Flöhe, ferner die koprophagen Fliegenlarven, Käfer, Milben und Würmer, die von ihren Exkrementen leben, sowie die Mitbewohner der Nagetierbauten, unter denen außer den Jugendstadien der Flöhe Milben, Käfer usw. sind. Die Nahrung für die Säuger bilden die Glieder der Pflanzengesellschaft der Tundra mit ihren locker stehenden Zwergbirken und anderen Zwergsträuchern, mit Kräutern, Moosen und Flechten, die ihrerseits wieder einer nicht reichen, aber doch vielgliedrigen Tiergesellschaft von Pflanzenfressern, Räubern, Nekrophagen und Saprophagen die nötigen Lebensbedingungen bieten. Die Fauna der Moosschicht, die z.B. Collembolen (wenig kälteempfindlich) und Tardigraden (bei Austrocknung zu latentem Leben fähig) usw. enthält, geht ohne scharfe Grenze in die Tier- und Pflanzengesellschaft des torfigen Bodens über, mit ihren Bodenbakterien, Pilzen, Nematoden, wurzelfressenden Insekten usw.

Alle diese einzelnen Organismengesellschaften sind Glieder der ganzen Lebensgemeinschaft der großen arktischen Landschaft, einer Bioregion, die zahlreiche spezielle und in sich wieder gegliederte Lebensstätten enthält. Diese stehen durchweg unter dem Einfluß der gleichen Konstellation der makroklimatischen und Witterungsbedingungen, haben aber, wie der Mückentümpel zeigt, ihre eigenen, von den Schwankungen des Großklimas in ganz verschiedener Weise abhängigen Öko- und Mikrokimate, und dasselbe gilt sinngemäß für andere abiotische Faktoren.

Die ganze Erde ist so in einzelne, durch bestimmte Konstellationen abiotischer Faktoren gekennzeichnete Lebensstätten verschiedener Größe aufgeteilt, die, ineinandergeschachtelt und nebeneinandergelagert und in sich wieder in ± zahlreiche spezielle Lebensstätten gegliedert, eine Stufenfolge, eine hierarchische (enkaptsiche) Ordnung verkörpern. Und jede Lebensstätte enthält bestimmte Tier- und Pflanzengesellschaften, in deren Rahmen sich der Massenwechsel in der Zeit vollzieht. Eine Übersicht über die Stufenfolge der Lebensstätten des festen Landes und ihrer Organismengesellschaften gibt die Tabelle 10.

Tab. 10. Die Stufenfolge der Lebensstätten des festen Landes und ihre Organismengesellschaften (nach TISCHLER).

Lebensstätte	Alle Organismen	nur Tiere	nur Pflanzen klimatische	Klima	Größen- ordnung	
Bioregion	Biom	Zoom	Formation	Makroklima	<div><div></div><div>Ansteigend</div></div>	
Biotop	Biozönose	Zoozönose	Assozia- tions- ordnung	Ökoklima		
Biochorion	Choriozönose	} Synusie	} Synusie	Mikroklima		
Stratum	Stratozönose					
Strukturteil	Merozönose					

An der Spitze der Größenordnung der Synökologie stehen die makroklimatisch bedingten **Biome**, Tundra, Steppe, Wüste, sommergrüner Laubwald, tropischer Regenwald usw. Die von ihnen eingenommenen Lebensstätten sind die **Bioregionen** mit ihren charakteristischen Großklimaten. Jedes Biom enthält zahlreiche, lokal bedingte Lebensgemeinschaften, die **Biozönosen**, die auf bestimmte Biotope beschränkt sind. Klimatisch zeichnen sie sich durch ein von ihren Organismen, namentlich von den Pflanzen, geschaffenes oder wenigstens beeinflusstes Ökoklima aus. Die Biozönosen sind durch einen bestimmten Bestand von Tier- und Pflanzenarten charakterisiert, der zwar nicht unveränderlich ist, aber doch unter natürlichen Bedingungen und innerhalb nicht allzu langer Zeiträume einigermaßen konstant bleibt, da der Ausbreitung der Organismen geographische und ökologische Grenzen gesetzt sind (s. unten). Da diese Grenzen weder scharf, noch für die einzelnen Arten gleich sind, nimmt an den Rändern der optimalen Bedingungen bietenden Verbreitungsareale, beim Übergang ins Pejus, die Bevölkerungsdichte der Arten allmählich oder plötzlich ab, und die verschiedenen Biozönosen sind daher nur unscharf voneinander abgegrenzt; einzelne Arten können stellenweise selten werden, ganz fehlen, durch Arten aus anderen Biozönosen ersetzt sein oder Anholozyklen zeigen (S. 276, 359). Auch im Zentrum der Biozönose ist deren zahlenmäßige Zusammensetzung, in Abhängigkeit vom Massenwechsel der einzelnen Arten, ständigen Schwankungen unterworfen. Die Bevölkerungsbewegungen der Arten – nicht nur der Insekten – kann man im Sinne der obigen Ausführungen unmittelbar auf biotische und abiotische Faktoren, zuletzt aber, von Selbstregulationen abgesehen (S. 458), immer wenigstens mittelbar auf die Schwankungen des Abiozoens, zumal der klimatischen Faktoren, zurückführen. Wie diese Schwankungen, so geschieht auch das An- und Abschwellen der Wohndichte der Arten und der Wechsel in der zahlenmäßigen Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft im Sinne eines Pendelns um einen Mittelzustand: in den Biozönosen herrscht ein allerdings labiles, durch Gradationen einzelner Arten aber meist nur vorübergehend störbares Gleichgewicht.

Dieser Gleichgewichtszustand wird vielfach geradezu als Kriterium der Biozönose und damit auch des Biotops betrachtet: ein **Biotop** ist die Lebensstätte einer **Biozönose**, d.h. eines Bevölkerungssystems, das sich unter bestimmten ökologischen Verhältnissen einstellt und in einem labilen biologischen Gleichgewicht hält. Beispiele: ein Kiefernwald, ein Hochmoor, ein verlandender See, aber auch ein Dorfteich oder ein sonniger Hang vom Typus der «pontischen Hügel». Innerhalb des Biotops gibt es folgende spezielle Lebensstätten und Organismengesellschaften:

1. Ein **Biochorion** ist ein Bezirk, der sich durch einen charakteristischen Artenbestand, die **Choriozönose**, auszeichnet. Diese kann sich aber nicht längere Zeit unabhängig von der Biozönose im biologischen Gleichgewicht halten. Es ist oft nicht ganz leicht zu entscheiden, ob eine Lebensstätte schon als Biotop oder noch als Biochorion zu bezeichnen ist. Beispiele für das letztere sind die arktischen Mückentümpel, während größere, ständig wasserführende Teiche schon Biotope darstellen. Ferner sind Biochorien der einzelne Baum oder Strauch (Birke in der Tundra), die Nagetierbauten usw.

2. **Strata** sind die Schichten im Biotop, die, in örtlich verschiedener Weise aneinander gebunden, jeweils ihre **Stratozönose** enthalten. Beispiele: Die Frostschrift im Boden, die Humus- und Torfschicht, die Moos-, Kraut-, Strauchschicht, das freie Wasser im Tümpel, die Wasseroberfläche und der freie Luftraum.



3. **Strukturteile** sind Teilbezirke, die sich durch einen bestimmten Artenbestand, die **Merozönose**, auszeichnen und in der Natur notwendig gemeinsam auftreten. Beispiele: Blätter, Zweige, Stamm und Wurzel eines Baums bzw. deren Bewohner, an Blättern fressende, saugende, gallenerzeugende Insekten usw.

4. Der Begriff **Habitat** bezieht sich dagegen immer nur auf eine bestimmte **Art** bzw. ein **Stadium**, es handelt sich hier um den Ort, an dem eine Tierform regelmäßig anzutreffen ist, weil er ihren Lebensansprüchen genügt. Beispiele: Der typische Aufenthaltsort des Ameisen- und Wurmlöwen (Fig. 240c), das freie Wasser des Mückentümpels für die Mückenlarven usw.

Anhaltende **Störungen des biozönotischen Gleichgewichts** können eintreten, wenn im Lauf der geologischen Entwicklung, im Gefolge von Naturkatastrophen oder von Kulturmaßnahmen des Menschen die unbelebten Elemente eines Lebensraums, z.B. wichtige Strukturteile oder Strata, dauernd oder für lange Zeit verändert werden, wenn wichtige Glieder aus der Biozönose verschwinden, wenn eine Übervermehrung anderer Glieder eintritt oder wenn fremde Arten Gelegenheit haben, in die Biozönose einzudringen. Es entstehen dann veränderte oder ganz neue Biozönosen, die sich allmählich wieder in einen neuen Gleichgewichtszustand einspielen, und zwar um so leichter, je weniger unvermittelt die Abänderung eintrat und je länger der neue Zustand anhält. Da in den von Menschenhand geschaffenen und gepflegten künstlichen Biozönosen, im Forst, auf dem Acker, im Weinberg, im Obst- und Gemüsegarten Störungen des erreichten Gleichgewichtszustands besonders häufig und besonders unvermittelt auftreten, kommen in ihnen auch besonders oft Massenvermehrungen einzelner Insektenarten, Kalamitäten, vor, die aus dem für die natürlichen Biozönosen normalen Rahmen fallen.

### 3.8. Der Raum als ökologischer Faktor und der Massenwechsel im Raum

Die Bedeutung des Raums als ökologischer Faktor trat schon bei der Besprechung der Höhlen- und Wüsteninsekten (S. 422, 423) und der von einer Lebensstätte zur andern regelmäßig hin- und herwechselnden Formen hervor (S. 421). Welche Rolle dabei die von den Sinnesorganen abhängigen, die Raumorientierung ermöglichenden Reaktionen spielen, ergibt sich aus dem Abschnitt «Verhalten» (S. 135), der die in Frage kommenden Mechanismen klarlegt, und aus den Ausführungen über die Auswahl mikroklimatisch oder sonstwie günstiger Örtlichkeiten (S. 524). Zu dieser sinnesökologischen Betrachtung der Ortsbewegungen kommt die ökologisch nicht weniger bedeutsame Feststellung der Bewegungsformtypen (S. 414, 417 ff.), die Anpassungen an bestimmte Medien oder bestimmte Unterlagen darstellen und bei allen Lebensäußerungen, beim Nahrungserwerb, im Geschlechtsleben, bei der Fortpflanzung, bei den Bautätigkeiten, bei der Brutfürsorge und Brutpflege, wesentlich sein können, sofern diese eine Bewegungskomponente enthalten. Ein Hinweis auf die verschiedenen Flugtypen (S. 70 ff., 315, 368, 379), die verschiedenen Formen des Kriechens bei fußlosen und kurzbeinigen Larven (siehe z.B. Raupen, S. 388), der Schreitbewegung (S. 70), des Sprungs (S. 324, 349, 370, 410), des Flugsprungs (S. 75) usw. und auf ihre verschiedenartige Kombination bei den einzelnen Arten und ihren Stadien (siehe z.B. Strepsipteren, S. 374, Flöhe und andere Außen-

parasiten, S. 414, Wasserinsekten, S. 417) muß genügen, um nochmals die Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Organisationen und Umweltabhängigkeiten vor Augen zu führen.

Unter Massenwechsel im Raum verstehen wir das Vor- und Zurückfluten der Verbreitungsgrenzen der Insektenarten, das als mehr oder minder ausgesprochenes Pendeln schon im Lauf aufeinanderfolgender Jahre zu beobachten ist. Er steht in reziproken Beziehungen zum Massenwechsel in der Zeit, denn einerseits hängt die Möglichkeit zu räumlicher Ausbreitung quantitativ von der Vermehrungsziffer einer Art ab und andererseits wirkt eingetretene Ausbreitung zurück auf den Individuenbestand des Heimatbezirks. Die Frage nach dem Zustandekommen des Massenwechsels im Raum fällt zusammen mit der Frage nach den Ursachen der **geographischen Verbreitung** der Insekten überhaupt:

3.8.1. Über die Verbreitung einer Art, über den Umfang ihres Bereichs, entscheiden zunächst ihre **Ausbreitungsmöglichkeiten**:

3.8.1.1. Die Fähigkeit zu **aktiver Ausbreitung** (Vagilität) hängt zunächst von der Beweglichkeit ab, die keiner Insektenart ganz fehlt; als Junglarven sind selbst die beinlosen Schildlaus- und Strepsipterenweibchen zur Schreitbewegung befähigt. Die Beweglichkeit an sich genügt aber noch nicht, um Ausbreitung zu garantieren, es muß noch ein Grund zu aktiver Ausbreitung vorliegen, der entweder in Nahrungsmangel oder einem anderen äußeren Anlaß oder in einem der Art innewohnenden Wandertrieb bestehen kann. Manche Insektenarten unternehmen solche Wanderungen einzeln (Dytisciden und andere Wasserkäfer, Sphingiden), andere, wie z. B. die Wanderheuschrecken, manche Odonaten, Tagfalter und Wasserwanzen (Corixiden) wandern in Scharen, wieder andere sind sehr standortfest (ortstreu), ohne durch mangelnde Bewegungsfähigkeit dazu gezwungen zu sein.

3.8.1.2. **Passive Ausbreitung** (Verschleppung) kann durch den Wind, der den Flug zu unterstützen und auch flügellose Insekten zu verschleppen vermag, durch strömendes Wasser, durch Tiere und schließlich durch den Menschen veranlaßt werden. Besondere praktische Bedeutung hat die Verschleppung durch den Menschen, wie die Einschleppung des Schwammspinners aus Europa nach Amerika, die Einschleppung des Kartoffelkäfers und der Reblaus aus Amerika nach Europa zeigt; sie kann zur explosionsartigen Ausbreitung einer Art in einem bis dahin nicht besiedelten Gebiet von einem Zentrum aus führen (Schwammspinner in Amerika).

3.8.2. Der Erfolg der aktiven oder passiven Ausbreitung hängt von den **geographischen Ausbreitungsgrenzen** und den ökologischen Verbreitungsgrenzen ab. Die ersteren sind je nach der Ausbreitungsform für die einzelnen Arten verschieden:

Meere und Hochgebirge setzen der aktiven und der passiven Ausbreitung, abgesehen von der Verschleppung durch den Menschen, die keine Grenze kennt, fast unüberwindliche Schranken entgegen, während schmale Meeresarme von guten und schlechten Fliegern, gegebenenfalls unter Mithilfe des Windes, überquert werden können. Flüsse und Bäche kommen als Verbreitungsgrenzen auch für flügellose Landformen nicht in Frage, sie tragen durch Verschleppung sogar zur Ausbreitung der Insekten nicht wenig bei.

3.8.3. Auch die **ökologischen Verbreitungsgrenzen** sind für die einzelnen Arten verschieden; denn es hängt jeweils von der artspezifischen Organisation, der Aktionsbasis und Reaktionsnorm ab, ob eine Art sich in die belebten und unbelebten Elemente eines im Lauf der Ausbreitung erreichten Lebensraumes zu finden vermag oder nicht.

Einseitige Spezialisten, stenöke Arten und Arten mit fixiertem, auf ein ganz bestimmtes Klima eingestelltem Reaktionstyp werden sich am wenigsten leicht in veränderte Verhältnisse fügen können und werden daher in der Regel engen Bereich haben, «**stenotop**» sein,

während euryöke, nichtfixierte Arten weiten Bereich haben, «eurytop» sein können. Arten z.B., deren Larven stenotherme Kaltwasserbewohner sind, werden sich nur in Biotope einbürgern können, in denen sie solches Wasser antreffen, monophytophage Arten können sich nur in Biozönosen finden, in denen ihre Nährpflanze vorkommt. Allerdings gibt es auch stenöke Arten, die unter Ausnützung mikroklimatisch günstiger Örtlichkeiten sehr weite Verbreitung gefunden haben wie z.B. die auf S. 524 besprochenen Stechmückenarten (Wahlfähigkeit) und die *Aedes*-Arten deren Einbürgerung in arktische Biotope durch die Widerstandsfähigkeit der Eier gegen Kälte und Austrocknung sowie durch die mikroklimatischen Verhältnisse der Mückentümpel möglich wurde.

Weltweite Verbreitung zeigen viele Vorratsschädlinge (*Sitophilus*, *Ephestia* u.a.), Gewächshausschädlinge (*Trialeurodes vaporariorum*, manche Coccinen und Thysanopteren) und Parasiten (Menschenfloh, Bettwanze), die, vom Menschen verschleppt, trotz  $\pm$  ausgeprägter Stenökie die ihnen zusagenden Lebensbedingungen gefunden haben.

Durch den Übergang in ein anderes Klima oder eine andere Biozönose können bei manchen Arten Abänderungen der Generationenfolge eintreten. *Gonepteryx rhamni* und *mahaguru* z.B. treten im hochgebirgigen Westchina in zwei Generationen auf, in Mitteleuropa zeigt *G. rhamni* bald nach dem Schlüpfen eine Inaktivitätsphase, die bei beiden Arten im feuchtwarmen Klima des pazifischen China noch verstärkt ist und eine Verschiebung der Fortpflanzung auf das folgende Frühjahr, also nur eine Generation.

Stellen wir zusammenfassend fest, daß von artspezifischen inneren und von äußeren Faktoren der Massenwechsel im Raum wie der in der Zeit abhängt und daß beim ersteren die nicht zu den Klimafaktoren gehörigen abiotischen Außenfaktoren eine wichtigere Rolle spielen als beim letzteren, so dürfen wir nicht übersehen, daß es neben den vorübergehenden Schwankungen der Konstellation der Außenfaktoren, die das Pendeln der Individuenzahl und vorübergehendes Vor- und Zurückfluten der Insektenarten bewirken, dauernde Veränderungen des Klimas und der Erdoberfläche gibt. Sie stellen sich im Laufe der geologischen Entwicklung ein und können die Lebensbedingungen in den einzelnen Biotopen und damit nicht nur den Massenwechsel in der Zeit und die Zusammensetzung der Biozönosen (s. S. 537), sondern auch die ökologischen Grenzen der Verbreitung und die geographischen Ausbreitungsschranken umgestalten. Hand in Hand mit diesen Wandlungen geht die phylogenetische Entwicklung der Organismen (s. S. 260, 281, 289), die die Konstellation der inneren Faktoren verschiebt und so zur Entstehung neuer Rassen (s. S. 260) und Arten mit verändertem Massenwechsel und veränderter Verbreitung Anlaß gibt.

### 3.9. Die Insekten und der Mensch (angewandte Entomologie)

Die Gegenwart der Insekten in fast allen Lebensräumen der Erde und die Mannigfaltigkeit ihrer Lebensäußerungen bringen es mit sich, daß sie auch in vielerlei Beziehung zum Menschen treten. Er teilt sie vollkommen einseitig von seinem Standpunkt aus in nutzbare, nützliche, schädliche und gleichgültige Arten ein. Dabei darf sein Urteil nicht absolut verstanden werden. Es ändert sich vielmehr häufig mit dem augenblicklichen Stand seiner Zivilisation.

**3.9.1. Nutzbare Insekten oder Nutzinsekten** sind solche, die selbst oder deren Erzeugnisse vom Menschen verwertet werden können z.B. als Nahrung, Kleidung, Arznei, Schmuck, Spielzeug, Zaubermittel usw. Mit zunehmender Technisierung haben sie immer mehr an Bedeutung verloren. Die beiden wichtigsten Arten sind



noch der von den Chinesen sicher schon im 4. Jahrtausend v. Chr. als Haustier gehaltene chinesische Maulbeerseidenspinner *Bombyx mori* (wilde Stammform: *Bombyx mori mandarina*) (Fig. 14), von dessen Puppenkokons Seide gewonnen wird, und die Honigbiene, *Apis mellifera* (= *mellifica*), die wegen ihrer Honig- und Wachsproduktion schon vor dem 7. Jahrtausend v. Chr. im Vorderen Orient domestiziert wurde.

Auch die harzigen Hüllen der indischen Lackschildlaus *Tachardia lacca* werden noch heute zur Schellackgewinnung verwendet, und der von der echten (mexikanischen) Koschenillelaus *Dactylopius coccus* stammende Farbstoff (Karmin) wird trotz der Konkurrenz der Anilinfarben wenigstens in der Kosmetik und der histologischen Technik noch benützt. Auch der Gebrauch von Cynipidengallen (Galläpfeln) der Eiche zur Tintenbereitung und Gerberei ist noch nicht ganz abgekommen, während der von der Polnischen Koschenillelaus *Porphyrophora* (= *Margarodes*) *polonica* stammende Farbstoff durch die Anilinfarben verdrängt ist. Nur örtliche Bedeutung haben die Wachsgewinnung aus gewissen ostasiatischen Schildläusen, des *Ericerus pela* in China und *Ceroplastes ceriferus* in Japan, die Gewinnung des schon in der Bibel erwähnten Manna aus dem getrockneten zuckerhaltigen Honigtau syrischer Tamariskenschildläuse (*Trabutina mannipara* und *Najacoccus serpentinus*) und die Seidengewinnung aus den Kokons von Saturniiden (*Antheraea*- und *Attacus*-Arten, *Philosamia cynthia*) und afrikanischen Gesellschaftsspinnern (*Anaphe*). Verarbeitung metallglänzender oder schillernder präparierter Insekten zu Schmuckstücken spielt ebenfalls keine große Rolle, die Nutzung der Insekten als Nahrungsmittel (Heuschrecken, fette Käferlarven, Termiten, Seidenspinnerpuppen) bleibt mit wenigen Ausnahmen Nomaden- und Sammlervölkern überlassen. In der Volksmedizin werden seit den ältesten Zeiten verschiedene Insekten als Heilmittel benutzt. Davon haben sich nur noch die Spanischen Fliegen *Lytta vesicatoria* und andere Meloidenarten wegen ihres Cantharidingehalts als Droge erhalten, die heute fast nur noch zur Herstellung blasenziehender Pflaster zur günstigen Beeinflussung neuralgischer und rheumatischer Leiden verwendet wird. Auch in der Homöopathie werden noch einige andere Insekten als Heilmittel gebraucht. Gute Heilwirkungen bei rheumatischen Muskel-, Nerven- und Gelenkerkrankungen gibt auch das Gift des Stachels der Honigbiene, das mit Salbe in die Haut eingerieben wird, während die Wirkung des Königinfuttersaftes auf den Menschen noch sehr umstritten ist. Die Verwendung steril aufgezogener Schmeißfliegenlarven zur Ansiedlung in eiternden Wunden und deren schnellere Heilung unter der Wirkung der Larven oder bakterientötender Extrakte aus ihnen ist auch noch im Zweiten Weltkrieg mit Erfolg versucht worden.

**3.9.2. Nützliche Insekten oder Nützlinge** sind solche, die durch ihre Lebens-tätigkeit den Menschen Nutzen bringen, indem sie seine wirtschaftlichen Bestrebungen unterstützen, etwa durch Blütenbestäubung (S. 504), und den Feinden und Schädlingen der menschlichen Wirtschaft entgegenarbeiten. Hier kommen hauptsächlich Räuber und Parasiten schädlicher Tiere in Betracht (siehe S. 548, biologische Bekämpfung), aber auch Pflanzenfresser, die von lästigen Unkräutern leben. Daß es gelingen kann mit ihrer Hilfe Unkräuter auszurotten oder sie wenigstens in ihrer Ausbreitung zu beschränken, hat sich z.B. bei der Bekämpfung der Opuntienplage in Australien durch den Zünsler *Cactoblastis cactorum* und in einigen anderen Fällen gezeigt, in denen es sich allerdings durchweg um eingeschleppte Unkräuter handelte.

**3.9.3. Schädliche Insekten oder Schädlinge** sind solche, die dem Menschen an seiner Gesundheit oder an seinen lebenden oder toten Gütern Schaden zufügen oder aber auch nur – meistens durch Massenauftreten – lästig fallen (Lästlinge). Das Heer der Schädlinge ist fast unübersehbar, allein 10000 Arten haben größere Bedeutung.

**3.9.3.1. Gesundheitsschädlinge** bedrohen nicht nur die Gesundheit des Menschen, sondern auch die seiner Nutztiere. Die Insekten können Gesundheitsschädlinge als Krankheitserreger (Gifttiere und Parasiten) und als Krankheitsüberträger werden. Die einzelnen Gruppen sind nicht streng voneinander zu trennen.

**Gifttiere** besitzen in ihrem Körper Stoffe, die, in verhältnismäßig kleinen Mengen in einen anderen Organismus gebracht, pathologische Zustände oder Folgen bewirken. Hierher gehören akuleate Hymenopteren (Wespen, Honigbiene), deren Arbeiterinnen mit Hilfe ihres umgebildeten Legestachels (s. S. 382) toxische Sekrete injizieren. Bei der Honigbiene ist das Gift keineswegs Ameisensäure, wenn es auch sauer reagiert ( $\text{pH} = 5,2$ ), sondern zeigt eine sehr komplizierte Zusammensetzung. 75% seiner Trockensubstanz besteht aus Proteinen, die elektrophoretisch in drei Fraktionen zerlegt werden können. Davon ist das Melittin (ca. 55%) der Hauptwirkstoff. An seinem Aufbau beteiligen sich Glykokoll, Alanin, Valin, Leucin, Isoleucin, Serin, Threonin, Lysin, Arginin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Tryptophan und Prolin. Einige Familien der Käfer (Staphylinidae, Meloidae, Oedemeridae) sondern giftige Sekrete ab oder sind giftig, wenn sie zerdrückt und verschluckt werden. Die Raupen von Lymantriiden und Prozessionsspinnern sowie die Imagines von Saturniden haben leicht ausfallende, mit Widerhaken versehene winzige Nesselhaare, die – oft vom Wind verweht – auf die Haut oder ins Auge gebracht, heftige Entzündungen hervorrufen. Die Raupen von Saturniden, Megalopygiden und Cochlidiiden (Eucleidae) haben Giftdornen, deren Spitze bei Berührung abbricht und das Gift injiziert, das ebenfalls heftig brennende Hautentzündungen hervorruft (Feuerraupen).

Von den Krankheiten erregenden **Parasiten** sind als Beispiele die zahlreichen Oestridentlarven zu nennen, die als Dasselfliegen Hautgeschwüre bei Haustieren (*Hypoderma bovis*), bei Wild, aber auch beim Menschen (*Cordylobia anthropophaga* in Afrika, *Dermatobia cyaniventris* in Amerika) erzeugen oder als Rachen- und Magenbremsen in Huftieren leben (*Gasterophilus intestinalis*, die Magenbremse des Pferdes), ferner die Mallophagen, die bei Geflügel, die Anopluren, Flöhe und Hippobosciden, die als mehr oder minder stationäre Außen-, seltener (Sandflöhe) als angehende Entoparasiten am Menschen oder nur an Haustieren (Hippobosciden, z. B. Schaflausfliege) leben und bei Massenaufreten nicht nur lästig fallen, sondern zu Hautkrankheiten und sonstigem Übelbefinden Anlaß geben können. Entsprechendes gilt von den Cimiciden (Bettwanze) und vor allem von den zahlreichen blut-saugenden Dipteren (S. 483), die das Opfer nur zum Saugen aufsuchen und die bei Massenaufreten ganze Landstriche zeitweilig unbewohnbar machen können, ganz abgesehen davon, daß sie, ebenso wie die mehr stationären Blutsauger, als Überträger von Krankheiten des Menschen und der Haustiere wirken können (Beispiele S. 487). Dazu kommen auch noch andere, nichtparasitäre Insekten, die, wie Stubenfliegen, Pharaoameisen und Schaben, von menschlichen Ausscheidungen auf Nahrungsmittel pathogene Keime übertragen. Besonders in Krankenhäusern kann ihre Anwesenheit zur Entstehung infektiöser Erkrankungen der Patienten führen (Hospitalismus).

**3.9.3.2. Die Pflanzenschädlinge** können durch Befressen oder Besaugen der verschiedenen Pflanzenorgane und durch Minieren in lebenden Pflanzenteilen an Kulturpflanzen Schaden anrichten, der vom einfachen Löcherfraß an Blättern über Kahlfraß zu Dauerschädigungen und Verbildungen, ja zum Absterben der befallenen Pflanzen führen kann (Reblaus) (s. auch S. 359). Saugende Arten übertragen auch Pflanzenkrankheiten besonders Virose (S. 488).

Nicht jedes Insekt, das an einer Kulturpflanze lebt, ist als «Schädling» zu bezeichnen. Man ist dazu nur berechtigt, wenn es tatsächlich wirtschaftlich spürbare Schäden verursacht. Voraussetzung dafür ist, daß es zu einer Massenvermehrung neigt. Nicht jede Art hat dazu die Fähigkeit. Man kann vielmehr nach SCHWERDT-FEGER drei Hauptgruppen unterscheiden:

1. Arten mit einem latenten Massenwechsel, die ständig in einer geringen Populationsdichte bleiben und daher keine oder nur geringe wirtschaftliche Bedeutung erlangen.

2. Arten mit einem temporären Massenwechsel, die nur zeitweise zu einer starken Übervermehrung neigen (z.B. Baumweißling, *Aporia crataegi*).

3. Arten mit einem permanenten Massenwechsel, die ständig eine hohe Populationsdichte aufweisen (z.B. Kohlweißling, *Pieris brassicae*). Aber auch bei den Arten der beiden letzten Gruppen ist eine Übervermehrung oft auch nur in bestimmten Gebieten möglich; denn im Bereich ihrer Gesamtverbreitung gibt es Massenwechselgebiete neben Rezedenzgebieten, in denen die Klimabedingungen immer unteroptimal bleiben und eine Massenvermehrung unterbinden. In den Massenwechselgebieten dagegen ist der Durchschnittswert der Klimafaktoren für Lebensdauer und Vermehrung optimal. Wenn in dieses für das Insekt optimale Klimagebiet auch die Verbreitung seiner Nährpflanze fällt, so kann es zu einem Schadgebiet werden (z.B. beim Eichenwickler, *Tortrix viridana*, im Gesamtbereich seines Vorkommens und beim Fichtenwickler, *Epiblema tedella* in den mitteleuropäischen Gebirgen, aber nicht beim Fichtentriebwickler, *Cacoecia hirsutana*, wo das Verbreitungsgebiet der Futterpflanze in Europa zwar in das potentielle Verbreitungsgebiet des Insekts hineinragt, aber sein Optimalgebiet nicht erreicht, Fig. 287).

Die bei der Massenvermehrung ablaufenden Vorgänge und ihre Ursachen werden als Gradation bezeichnet. Sie verläuft in verschiedenen Phasen:

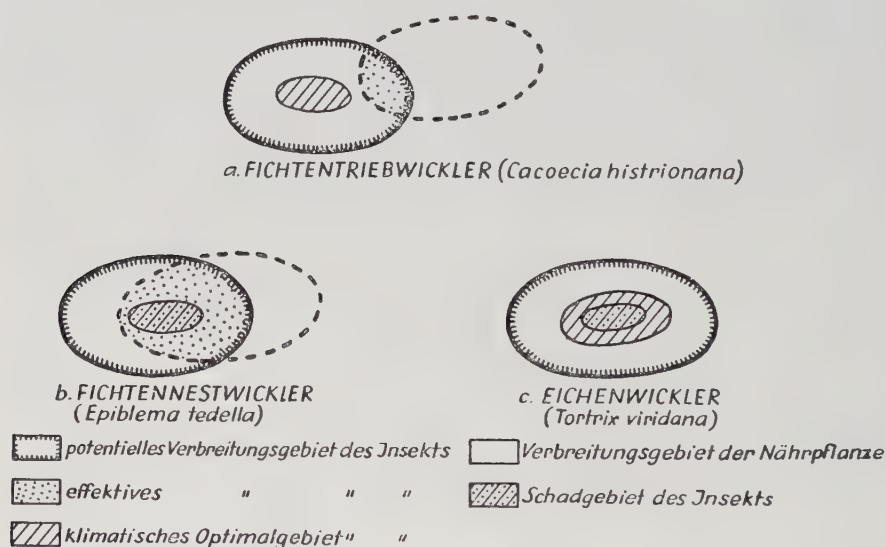


Fig. 287: Lage der Schadgebiete von drei Wicklerarten in ihrem Verbreitungsgebiet. (Nach EIDMANN 1949 aus TISCHLER 1955).

Nur wo die Nährpflanze im optimalen Klimagebiet eines Insekts liegt, erfolgt dessen Massenaufreten.



1. Die Latenzphase entspricht dem Normalbestand der Population, wobei wirtschaftliche Schäden nicht erkennbar sind.
2. Die eigentliche Gradation beginnt mit der Akkreszenzphase (Inkubationsstadium), in der sich die Population langsam vergrößert, aber ohne daß ernsthafte Schäden festgestellt werden können.
3. In der Progressionsphase nimmt die Vermehrung der Population plötzlich erheblich zu und erreicht im Eruptionsstadium ihren Höhepunkt, wobei es zu sehr starken Schäden kommt.
4. Darauf bricht die Population in der Regressions- oder Rekreszenzphase (Krisis) wieder zusammen, um ebenfalls plötzlich den Normalbestand wieder zu erreichen. Progression und Regression werden als Egression zusammengefaßt.
5. Meistens folgt dann noch eine Dekreszenzphase, in der der Stand der Latenzphase wieder erreicht wird. Im großen Durchschnitt ist die Dauer der Gradationen und ihrer Teilabschnitte für viele Insekten sehr charakteristisch und artlich verschieden, auch wenn sie im gleichen Gebiet vorkommen, wie aus der Tabelle 11 hervorgeht.

Tab. 11. Durchschnittszahlen für die Dauer der Gradationen und ihrer Phasen in Jahren von vier KiefernSchädlingen in Norddeutschland (nach SCHWERDTFEGER 1933).

Gradationsphase	Kiefernspanner	Forleule	Kiefernspinner	Kiefernswärmer
Latenz	0-10	0-14	0-33	0-10
Akkreszenz	1	1	1	1
Progression	3	2	3	2
Regression	3	2	2	2
Deskreszenz	0	1	1	2
Gradation	7	6	7	7

Daneben ist auch die Intensität der Vermehrung für die verschiedenen Arten kennzeichnend, die durch den Vermehrungskoeffizienten ausgedrückt wird, d.h. durch die Zahl, womit die Populationsdichte der vorigen Generation multipliziert werden muß, damit die diesjährige Bevölkerungsziffer erreicht wird. Da, wie bereits S. 529 dargelegt wurde, die Populationsdichte einer Art in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien sehr unterschiedlich ist, müssen solche Populationsdichteuntersuchungen natürlich am gleichen Entwicklungsstadium durchgeführt werden, wenn sie vergleichbar sein sollen. Sie sind für die Praxis wertvoll und werden vor allem in der Forstwirtschaft schon seit vielen Jahren erfolgreich für die Prognose, also für die Voraussage des Verlaufs einer drohenden Gradation, verwendet, die für die Rentabilität langfristiger Bekämpfungsmaßnahmen nötig ist. Auch in der Landwirtschaft hat man jetzt begonnen, Prognoseberechnungen anzustellen.

Die Ursachen für den Ablauf einer Gradation sind sehr komplexer Natur. Es ist daher schwierig, das Zusammenspiel der zahlreichen biotischen und abiotischen Faktoren zu durchschauen. Jedenfalls spielen dabei eine große Rolle

1. Der Standort mit seinen geographischen und großklimatischen Gegebenheiten, wobei offenbar auch biophysikalische Effekte, die mit Hilfe der Wünschel-

rute festgestellt werden können, eine bisher noch kaum beachtete Rolle spielen, da in den dadurch abgrenzbaren Kraftfeldern (Reizzonen) die Vermehrungs- und Entwicklungsbedingungen für die Schädlinge besonders günstig sind.

2. die Witterung (jede Insektenart braucht eine ihr eigene optimale Kombination von Temperatur und Luftfeuchte zu ihrer maximalen Vermehrung und Lebensdauer, jede Abweichung führt zu erhöhter Mortalität und Verringerung der Populationsdichte),

3. das Gleichgewicht zwischen dem Schädling und seinen Feinden (Räuber, Parasiten und Krankheitserregern, s. S. 485, 487, 488), die seine Übervermehrung verhindern (jede Störung dieses Gleichgewichts im optimalen Lebensraum führt zu einer Übervermehrung, z.B. wenn Schädlinge ohne ihre Feinde in ein fremdes Land mit für sie günstigen Lebensbedingungen gebracht werden, wie der Schwammspinner und der Maiszünsler von Europa nach Nordamerika, oder wenn die Feinde des Schädlings durch Bekämpfungsmaßnahmen ebenfalls stark geschädigt werden),

4. Übervölkerungserscheinungen, die die Massenvermehrung zusammenbrechen lassen (Nahrungsmangel, gegenseitige Behinderung, Verringerung der Fruchtbarkeit und des Weibchenanteils an der Population, größere Empfindlichkeit für Krankheitserreger usw.),

5. der physiologische Zustand der Futterpflanze, besonders ihre Widerstandskraft (Resistenz) gegen den Schädling, die anatomisch-morphologische (Härte und Behaarung der Pflanzenkutikula) oder physiologische Ursachen (z.B. Gummi- und Harzausfluß gegen Borkenkäferangriffe, Gehalt an ätherischen Ölen und Alkaloiden, das Zucker-Eiweiß-Verhältnis in den Blättern) haben kann,

6. die Tätigkeit des Menschen, wodurch der physiologische Zustand einer Pflanze verändert werden kann (z.B. durch Streunutzung im Wald im negativen Sinn oder durch Düngung im positiven, u. U. aber auch im negativen Sinn).

**3.9.3.3. Material- und Vorratsschädlinge** kommen an fast allen vom Menschen verwerteten Stoffen organischer Herkunft vor, so an geschlagenem und verarbeitetem Holz, an Papier, Wolle, Pelzen, Federn, Häuten, gelagertem Getreide, Mehl, Backwaren, Erdnüssen, Ölsamen, Drogen, Fleischwaren usw.

Kornkäfer (*Sitophilus* spp.), Mehlmotte (*Ephestia kuehniella*), Küchenschabe (*Blatta orientalis*), die nur auf die wärmeren Länder beschränkten Termiten, Brotkäfer (*Stegobium paniceum*), Kleidermotte (*Tineola bisselliella*), Hausbockkäfer (*Hylotrupes bajulus*) und die Holzwürmer (Anobiidenlarven), Ptiniden (Dieb- und Messingkäfer), Dermestiden, Staubläuse und Fleischfliegenlarven sind einige Beispiele dafür.

**3.9.4. Vorbeuge- und Bekämpfungsmaßnahmen** müssen bei der außerordentlichen wirtschaftlichen und hygienischen Bedeutung, die vielen Schadinsekten zukommt – man denke nur an Großschädlinge, wie Reblaus, Kartoffelkäfer, Heu- und Sauerwurm, Nonne, Kiefernspanner, Forleule, Glossinen und *Anopheles*-Arten – ergriffen werden.

**3.9.4.1. Gesetzgeberische Maßnahmen** bezwecken die Verhinderung der Einschleppung gefürchteter fremder Schädlinge durch Einfuhrkontrolle (Quarantänenvorschriften) (Reblaus, San-José-Schildlaus, Kartoffelkäfer, Nelkenwickler, verschiedene Vorratsschädlinge), die Erfassung der trotzdem auftretenden Befallsherde durch Meldepflicht oder die zwangsmäßige Bekämpfung bestimmter Schädlinge und Beseitigung ihrer möglichen Brutplätze. Hierher sind auch manche Gesetze zur Ortshygiene, Abfallvernichtung und Landschaftspflege zu zählen.

3.9.4.2. Vorbeugende Maßnahmen, wozu auch die meisten gesetzgeberischen Maßnahmen gehören, sind außerdem Kulturmaßnahmen, durch die einer Massenvermehrung der Schädlinge entgegengearbeitet wird, z.B. durch die Wahl der für ihre Entwicklung ungünstigsten Aussaatzeit und möglichst resistenter Kulturpflanzenarten, durch Fruchtwechsel, Beseitigung der Ernterückstände (Unterpfügen der Stoppeln). Anpflanzen von Fangpflanzenstreifen, richtige Düngung, Lüftung und Trocknung von Getreide, Aufbewahrung in Kühlräumen usw.

3.9.4.3. Mechanische Maßnahmen wie Anlegen von Fanggräben für Rüsselkäfer im Forstbetrieb und Wanderheuschreckenlarven, Einsammeln von Eigelegen und Larven durch Suchkolonnen (Kartoffelkäfer, *Scirpophaga*-Arten an Reis und Zuckerrohr), Benutzung von klebrigen Fangvorrichtungen (Rapsglanzkäfer, Erdflöhe) und Leimringen (Frostspanner), von Fallen (Maulwurfsgrillen, Schaben) und Lichtfangeräten (Nachtschmetterlinge, Speichermotten) rentieren sich meistens nur in Gebieten mit niedrigem Arbeitslohn und sind daher jetzt fast vollständig durch chemische Bekämpfungsverfahren verdrängt. Bei der Stechmückenbekämpfung spielt die Bodensanierung zur Beseitigung der Larvenbrutplätze eine große Rolle.

3.9.4.4. Physikalische Maßnahmen verwenden Feuer (Flammenwerfer gegen Wanderheuschreckenschwärme, Raupenfackeln zum Abbrennen von Raupennestern) und Hitze in Form von überhitztem Wasserdampf, Heißluft oder am besten bewegter Heißluft (zur Entlausung von Kleidern, Abtötung der Hausbocklarven nach dem Deuba-Heißluftverfahren). Neben der abtötenden Wirkung der Hitze (von 60–80°C) ist auch die Austrocknung von Bedeutung, so in Wohnungen mit Staublausauftreten. Ebenfalls auf Austrocknung durch erhöhte Verdunstung wirkt die Verwendung von oberflächenaktiven Pulvern (Quarzmehl u.a.) zur Einstäubung von Getreide zur Bekämpfung von Vorratsschädlingen (Kornkäfer), wodurch die verdunstungshindernde Wachsschicht der Epikutikula (S. 441) der Käfer verletzt und dadurch ihre Verdunstung gesteigert wird. Mäßige Kälte (Kühlhaus) ist nur als Vorbeugemittel zu betrachten, da sie die Entwicklung der Insekten meistens nur verzögert. Zur Abtötung ist lange Einwirkung tiefer Temperaturen nötig. Mehrmaliger rascher Wechsel von Kälte und Wärme wirkt auf Kleidermotten besser abtötend. Lagerung von Getreide unter Luftabschluß führt zu einer Anreicherung von Kohlensäure und Abtötung der Vorratsschädlinge. Schädlingsbekämpfung mit radioaktiven Strahlen, elektrischen Feldern, Ultraschall und Infrarot sind möglich, doch die technischen Voraussetzungen für eine allgemeine Anwendung meistens noch nicht gegeben.

3.9.4.5. Chemische Maßnahmen sind in der Gegenwart noch die wichtigsten. Ihrer Wirkungsweise nach unterscheidet man Atemgifte, die über die Atemorgane wirken (Blausäure  $\text{HCN}$ , Acrylnitril  $\text{CH}_2\text{CHCN}$ , Trichlorazetonitril  $\text{CCl}_3\text{CN}$ , Tetrachlorkohlenstoff  $\text{CCl}_4$ , Äthylenoxid  $\text{C}_2\text{H}_4\text{O}$ , Methylbromid  $\text{CH}_3\text{Br}$  und Phosphorwasserstoff  $\text{PH}_3$ ) und unter gewissen Bedingungen vorwiegend gegen Vorrats-, Material- und Gesundheitsschädlinge in geschlossenen Räumen und in Gewächshäusern angewendet werden, Fraßgifte, die nach der Aufnahme mit der Nahrung im Magen oder Darm des Schädlings zur Wirkung kommen (Arsenpräparate, die als Blei- oder Kalkarsen in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts im Pflanzenschutz die größte Rolle spielten, jetzt aber wegen ihrer Giftigkeit für den Menschen und seine Haustiere nicht mehr im amtlichen deutschen Pflanzenschutzmittelverzeichnis geführt werden) und Kontaktinsektizide oder Berührungsgifte.



gifte (z.B. Pyrethrum, chlorierte Kohlenwasserstoffe). Bei vielen Insektiziden sind zwei oder drei Wirkungsweisen kombiniert vorhanden. Nur wenige werden heute noch aus pflanzlichen Rohstoffen (Pyrethrum, Derris, Nikotin, Quassia) gewonnen oder sind Mineralöle mit oder ohne Zusätzen (z.B. Karbolineum). Die meisten werden synthetisch hergestellt. Die Zahl der Mittel ist sehr groß, vielfach haben sie spezifische Wirkung. Es werden davon drei Hauptgruppen unterschieden: chlorierte Kohlenwasserstoffe, organische Phosphorverbindungen und insektizide Carbamate.

Die Feststellung der insektiziden Wirkung des bereits 1874 von O. ZEIDLER durch Kondensation von Chlorbenzol und Chloral hergestellten Dichlordiphenyltrichloräthans (DDT) 1939 durch P. MÜLLER in den Laboratorien der Schweizer Firma GEIGY (Basel) beim systematischen Suchen nach einem hochwirksamen, aber für den Menschen unschädlichen Insektizid leitete eine Revolution der Bekämpfung schädlicher Insekten auf allen Gebieten ein. Viele Insektenplagen besonders auf dem hygienischen Sektor (Malaria mücken) konnten erstmalig durchschlagend bekämpft werden. Im Krieg und in den Notzeiten darnach wurden Millionen von Menschen vor Seuchen und Hungertod bewahrt. Seine Bedeutung wurde u.a. durch Verleihung des Nobelpreises an seinen Entdecker (1948) anerkannt. DDT ist in der Hauptsache Berührungsgift. Es ist in organischen Lösungsmitteln leicht löslich, so auch in der Lipoidschicht der Epikutikula der Insekten. Durch die Nervenendigungen, besonders der Tastorgane an Tarsen, Rüssel und Antennen dringt es in den Körper ein und wird durch die Nerven zum Zentralnervensystem weitergeleitet. Es wirkt lähmend, die Beinbewegungen können nicht mehr koordiniert werden, die Insekten fallen auf den Rücken und bewegen nur noch die Beine etwas (knock down-Stellung) und sterben schließlich. Der Vergiftungsvorgang ist irreversibel. Da sein Dampfdruck niedrig ist, ist die Anfangs-(Initial-)Wirkung gering, die Dauerwirkung aber groß, weshalb damit Vorräte lange Zeit vor Befall geschützt werden können. Ein anderes chloriertes Kohlenwasserstoffpräparat Hexachlorcyclohexan HCH ( $C_6H_6Cl_6$ ) entsteht bei der Bestrahlung von Benzol + Chlor mit ultravioletttem Licht als ein Gemisch aus 5 Isomeren, wovon die  $\gamma$ -Isomere (Lindan) die größte insektizide Wirkung hat. Ihre Anfangswirkung ist groß, ihre Dauerwirkung aber nur gering. Weiter viel gebrauchte chlorierte Kohlenwasserstoffe sind Chlordan, Heptachlor, Aldrin, Dieldrin, Endrin, Toxaphen, Metoxychlor u.a. Sie alle wirken ähnlich wie das DDT.

Von den organischen Phosphorverbindungen (OP) gibt es jetzt sehr viele, sehr verschiedene insektizid wirkende Präparate. Das erste Mittel, Parathion [Gruppenbezeichnung für Thiophosphorsäure-diäthyl(bzw. dimethyl)-p-nitrophenylester] wurde 1944 von G. SCHRAEDER in den Farbenfabriken BAYER (Leverkusen) entdeckt. Es hat Fraß- und Berührungsgiftwirkung und bei einigen Schädlingen auch ovizide oder ovarizide Wirkung. Es wird von den grünen Pflanzenteilen aufgenommen, wodurch auch die Schädlinge auf der Blattunterseite oder im Blattinnern erreicht werden. Es hat sehr gute Anfangswirkung, wird aber bald wieder zersetzt. Es ist nicht nur für Insekten, sondern auch für Warmblüter durch Hemmung der Cholinesterase sehr giftig, weil es dadurch zu einer Acetylcholinvergiftung und zu starker Reizung des parasymphathischen Nervensystems kommt. Von den vielen anderen Verbindungen seien nur noch Systox (Diäthyl-äthylmercapto-äthylthiophosphat und isomere Verbindungen mit der Summenformel  $C_8H_{16}O_2S_2P$ ) und sein Dimethylhomologon Metasystox genannt, die als systemische Insektizide rasch in die Pflanze eindringen und von ihrem Assimilations- und Transpirationsstrom befördert werden. Dadurch können auch Phloëm- oder Xylemsauger und Minierer abgetötet werden. Diazinon und Malathion sind organische Phosphorverbindungen mit erheblich geringerer Warmblüttoxizität.

Die Freude an den synthetischen Kontaktinsektiziden wurde bald getrübt. Man mußte feststellen, daß immer mehr Insekten gegen sie unempfindlicher wurden. 1946 war dieses von 2 hygienisch bedeutsamen Arten bekannt, 1956 waren es 38 und 1960 schon 62 Gesundheitsschädlinge. Wenn die Unempfindlichkeit 5 bis 10mal so groß wie die ursprüng-

liche Empfindlichkeit ist, ist eine erfolgreiche Bekämpfung des Schädlings mit dem Gift nicht mehr möglich. Man spricht von einer Insektizidresistenz. Sie trat bei den einzelnen Arten immer an verschiedenen Orten gleichzeitig auf und immer dann, wenn längere Zeit erfolgreich mit dem Insektizid gearbeitet worden war. Sie entsteht also (von wenigen Ausnahmen abgesehen) durch Praeadaptation. Dabei werden durch die häufige Anwendung von Insektiziden Individuen selektiert, die infolge bereits vorhandener Erbfaktoren toxische Einwirkungen durch besondere Verhaltensweisen oder spezifische physiologische Mechanismen zu überstehen vermögen. Man unterscheidet daher Verhaltensresistenz, Herausselektieren ethologischer in den Normalpopulationen auftretender Unterschiede (Unter dem Insektizideinfluß werden in Räumen vorkommende Populationen von Fliegen exophil und vermeiden dadurch die behandelten Flächen, oder durch Änderung ihrer Präferenz für Temperaturen, Luftbewegungen und visuelle Reize; durch Überempfindlichkeit können Stubenfliegen bei Berührung mit DDT verfrüht eine knock down-Stellung einnehmen und dadurch vor Aufnahme einer letalen Dosis bewahrt werden), Vigortoleranz, eine relativ niedrige, von verschiedenen sekundären biochemischen Mechanismen ausgelöste unspezifische Widerstandserhöhung, die nicht mit Insektizidresistenz verbunden sein muß und von vielen Genkombinationen bedingt wird, die u. a. eine geringere Penetrabilität der Kutikula, sowie gesteigertes Speicherungs- und Ausscheidungsvermögen bewirken, und physiologische Resistenz, wo durch biochemische Abbaumechanismen und Regulationsprozesse die Penetration der Insektizide in die Nervengewebe sowie ihr Transport in ihnen gesteuert und damit die Geschwindigkeit der Akkumulation kritischer Mengen beeinflußt werden. Bei der DDT-Gruppe ist es am häufigsten Dehydrochlorierung durch Enzyme (DDT-asen), bei der Entgiftung der Cyclodien-Gruppe wirken andere Enzyme und bei den organischen Phosphorverbindungen erfolgt Hydrolyse des Insektizids durch Esterase. Im Wesen der Resistenzmechanismen liegt es, daß resistente Tiere auch gegen verwandte Insektizide mehr oder weniger resistent werden (Kreuz- oder Cross-resistenz). Es kann aber auch eine Cross-Resistenz gegenüber anderen Insektiziden entstehen. So kommt es z.B. durch OP-Druck oft zu einer hohen Cross-Resistenz gegen chlorierte Kohlenwasserstoffe. Ein umgekehrtes Verhältnis ist aber nicht möglich. Nach genetischen Untersuchungen wird die Resistenz meistens durch ein einziges Gen bewirkt. Die Schnelligkeit des Resistenzanstiegs in einer Population nimmt mit der Intensität der Selektion zu, wenn die Zahl der Überlebenden groß genug ist, um die genetische Variabilität aufrechtzuerhalten. Das bedeutet für die Praxis, daß bei Anwendung starker Dosen nur dann ein voller Erfolg garantiert werden kann, wenn in der Population wenige Träger mit Genen für Resistenz vorhanden sind. Sind sie aber in der Population weit verbreitet und schon homozygot resistente Individuen vorhanden, so wird eine hochgradige resistente Population zurückbleiben. Es ist gelungen, durch Zusetzen anderer Verbindungen (Synergisten) den Entgiftungsmechanismus der resistenten Insekten zu hemmen. Allerdings kann sich auch dagegen eine Resistenz entwickeln.

Während man schon von Anfang an gegen die organischen Phosphorpräparate wegen ihrer Warmblütergiftigkeit mit sofort auftretender Wirkung entsprechende Vorsichtsmaßnahmen getroffen hat, galten die chlorierten Kohlenwasserstoffe bei der vorgeschriebenen Dosierung als harmlos. Man ging daher sehr sorglos mit ihnen um, bis man ihre Speicherung im Warmblüterorganismus, insbesondere in der Leber, entdeckt hat. So kann auch der Mensch mit Milch und Fleisch von Rindern, die auf einer mit DDT behandelten Wiese geweidet haben, allmählich beträchtliche Mengen DDT aufnehmen, was nicht mehr unbedenklich ist. Es wurden daher jetzt die chlorierten Kohlenwasserstoffe in den meisten Ländern ganz verboten oder ihre Verwendung erheblich eingeschränkt. In den Tropen wird man allerdings bei Sanierung gefährlicher Seuchenherde noch lange Zeit nicht auf sie verzichten können.

Die chemischen Mittel werden entweder als trockene Pulver mit Hand- oder Motorverstäubern oder vom Flugzeug aus (gegen Forstschädlinge) möglichst fein verstäubt, oder sie werden aufgeschwemmt oder gelöst und u.U., der besseren Benetzungsfähigkeit wegen, mit Seifenlösung u. dgl. versetzt, mit Hand- oder Motorspritzen verspritzt oder als Aërosole

vernebelt. Blausäure wird in Innenräumen oder unter einzelteten Bäumen in Bottichen oder, noch einfacher, aus Streupräparaten (Cyklon, Cyanogas) entwickelt, Bodendesinfektion kann mit Schwefelkohlenstoff vorgenommen, Hautparasiten können mit Salben bekämpft werden. Auch Köderverfahren (Arsenkleie gegen Schnakenlarven, Fluorverbindungen in Zuckerlösung gegen die Rübenfliege) und Verwitterungsverfahren (Petroleum gegen die Eiablage von Kohl- und Möhrenfliege) haben sich in manchen Fällen als anwendbar erwiesen. Daneben haben sich noch weitere Spezialverfahren entwickelt wie Holzschutzmittel (wasserlösliche Mittel – Monofluoride, Silikofluoride und Hydrogenfluoride – und ölige Mittel – Karbolineen, Teerölpräparate und Chlornaphthalinpräparate) oder Eulane zur Imprägnierung von Wolltextilien gegen Kleidermotten und Teppichkäfer. Natürlich können Gifte stets eine unerwünschte Nebenwirkung auch auf nützliche Mitglieder der Biozönose ausüben, von der möglichen Giftwirkung auf Menschen, auf Weidevieh und andere Nutztiere, vor allem auch auf Honigbienen, ganz abgesehen. Auch werden von ihnen vielfach die natürlichen Feinde der Schädlinge (Schlupfwespen, Raupenfliegen) abgetötet.

3.9.4.6. Bei der **biologischen Bekämpfung** bzw. **Regelung** wird versucht mit Hilfe der natürlichen Feinde eine Übervermehrung von Schädlingen zu verhindern (z.B. durch die dauernde und vermehrte Ansiedlung der Roten Waldameise die schädlicher Forstinsekten). Auch Züchten und Freilassen von Räubern (Prädatoren) (z.B. Laufkäfer *Calosoma* in USA gegen *Lymantria dispar*, Coccinelliden *Rodolia cardinalis* gegen die Schildlaus *Icerya purchasi* in allen Befallsgebieten und Florfliegen *Chrysopa carnea* gegen Schmierläuse in Nordamerika) und parasitischer Hymenopteren (z.B. in Deutschland *Aphelinus mali* gegen Blutlaus oder *Trichogramma* gegen die Eier des Apfelwicklers) haben in besonders gelagerten Fällen sehr gute Erfolge gebracht. Sie sind gegen eingeschleppte Schädlinge wirksamer als gegen einheimische, aber nicht immer anzuwenden, da für eine Reihe von Schädlingen die geeigneten Feinde fehlen oder sich die Parasiten nicht in die Biozönose einpassen. Vogelschutz und -ansiedlung versprechen heute nur noch einen gewissen Erfolg in einer einigermaßen natürlichen, aber nicht mehr in einer vollkommen degradierten Landschaft. Auch insektenpathogene Mikroorganismen können in einigen Fällen erfolgreich verwendet werden, so Suspensionen von Viren in Wasser gegen forstschädliche Blattwespen in Nordamerika und Bakterien, bes. *Bacillus thuringiensis*, in wässriger Suspension mit Haft- oder Netzmitteln und in staubförmigen Präparaten gegen Raupen (besonders von *Pieris brassicae*, *Galleria mellionella*, *Ephestia kuehniella* usw.).

Weitere mehr oder weniger auf biologischer Grundlage beruhende Bekämpfungsverfahren sind die Verwendung von Attraktantien und Phagostimulantien, chemischen Stoffen aus der Nahrung (z.B. das aus dem Fliegenpilz, *Amanita muscaria*, isolierte 1,3-Diolein oder Monooleate und Monolaureate für Stubenfliegen) oder artspezifischen Sexualpheromonen (s. S. 478) und Aggregationspheromonen (s. S. 478) als Beimischung zu Giftködern oder zum Locken der Schädlinge in Fallen, von Repellentien und Phagodeterrentien zur Abschreckung der Insekten vor der Nahrungsaufnahme (z.B. Diäthyl-Toluamid gegen Blutsauger am Menschen), von Juvenilhormon (s. S. 252) oder seinen synthetisch hergestellten Analogen (Farnesol-Derivaten) zur Verhinderung des Schlüpfens der Eilarven und der Verwandlung von Larven oder Puppen zu Imagines, von Antibiotika zur Abtötung lebenswichtiger symbiontischer Mikroorganismen (s. S. 508)

und von Chemosterilantien (z.B. Tepa mit einer Aziridin-Gruppe  $-\text{N} \begin{array}{l} \diagup \text{CH}_2 \\ | \\ \diagdown \text{CH}_2 \end{array}$ )



als wirksamer Konfiguration, Xylohydrochinon, Triphenylzinn-Abkömmlingen) oder von  $\gamma$ -Strahlen (Röntgenstrahlen oder durch radioaktives Kobalt-60 erzeugt) zur Sterilisierung der Männchen, die in großer Masse gezogen und freigelassen die normalen Weibchen begatten, worauf deren Eier zwar befruchtet werden, aber sich nicht weiterentwickeln (nur wirksam bei Überwiegen der sterilisierten Männchen über die normale Population und bei keiner oder nur sehr geringer Zuwanderung). Hierher gehören auch noch Versuche, den Eintritt der Diapause durch Veränderung der Photoperiode zu verhindern und den Insekten dadurch die Fähigkeit zur Überwinterung zu nehmen (z.B. bei den Puppen von *Pieris rapae* durch Lichtblitze in der Nacht) und die ökologische Veränderung der Brutplätze von Schädlingen (z.B. der Wanderheuschrecken). Alle diese Mittel und Methoden sind nur in besonderen Fällen möglich, artspezifisch und daher umweltschonend. Ihre Weiterentwicklung ist daher vielversprechend.

3.9.4.7. Unter **integriertem Pflanzenschutz**, der heute vielfach angestrebt wird, versteht man die kombinierte Anwendung physikalischer, chemischer und biologischer Verfahren. Dabei soll die Verwendung der chemischen Mittel eingeschränkt werden. Vor allem sollen breitwirksame (polyvalente) Mittel nicht mehr verwendet und Routinespritzungen nach einem Spritzkalender unterlassen werden. Chemische Bekämpfung soll nur noch durchgeführt werden, wenn die Schadensschwelle überschritten wird und zu einer Zeit, wo die nützlichen Insekten (Parasiten, Räuber, Bienen) am wenigsten geschädigt werden können. Voraussetzung dafür ist genaue Kenntnis der Biologie von Schädlingen und Nützlingen sowie der Wirkungsweise der Insektizide, ferner gut ausgearbeitete Kontrollmethoden der Insektenpopulationen und die Möglichkeit einer zuverlässigen Prognose, wie sie im Forstschutz schon lang geübt, in der Landwirtschaft aber erst in letzter Zeit versucht wird.

Die Tatsache, daß es für die immer mehr zunehmende Bevölkerung der Erde lebenswichtig ist, den Kampf gegen die Insekten als Feinde der menschlichen Gesundheit und stärkste Konkurrenten bei der immer knapper werdenden Nahrung erfolgreich zu bestehen, zwingt zu intensiver Beschäftigung mit der Biologie der Insekten. Nur durch die Kombination der Forschungsergebnisse auf allen Disziplinen der Entomologie ist es möglich, geeignete, erfolgreiche und für den Menschen ungefährliche Methoden ausfindig zu machen. Die Entomologie ist daher zu einer für den Menschen lebenswichtigen Wissenschaft geworden.

# Anhang: Studienhilfen

## Vorbemerkung

Bei dem ungeheuren Umfang, den heute das entomologische Tatsachenmaterial angenommen hat, und der stürmischen Entwicklung, die die Entomologie auf allen Gebieten nimmt, ist es in einem Grundriß unmöglich, alle neueren Erkenntnisse zu erfassen oder nur anzudeuten, die für die Behandlung eines Spezialproblems (etwa in einem Seminar-Referat) nötig sind. Andererseits ist auch nicht zu erwarten, daß alle Biologiestudenten das ganze dargebotene Tatsachenmaterial lernen können, da sie sich ja heute notgedrungen schon beim Studium mehr oder minder spezialisieren müssen. Es muß daher ihnen eine Anleitung gegeben werden, woraus sie sehen können, welcher Wissensstoff für sie besonders wichtig ist. Außerdem sollen die Kenntnisse in naturwissenschaftlichen Fächern nicht allein auf Buchwissen, sondern auch auf praktischen Erfahrungen beruhen, d. h. das Studium möglichst auch an Hand von Objekten durchgeführt werden. Schließlich soll durch das aus Literaturstudium und praktischer Erfahrung erworbene Tatsachenwissen das Sinnverständnis für allgemeine biologische Probleme geweckt werden. Hierbei dem Studierenden zu helfen, ist Anliegen dieses Anhangs.

In der Auswahl aus der entomologischen Literatur werden, der Gliederung des Buches folgend, Hinweise auf weiterführende und für die Anleitung zur praktischen Arbeit geeignete Literatur gegeben. In einer Reihe von Fragen, deren Beantwortung durch Seitenhinweise gegeben wird, soll das entomologische Grundwissen herausgearbeitet und Querverbindungen zwischen den einzelnen Abschnitten des Buches hergestellt werden. Auch die ausführlichen Register wollen eine Hilfe beim Studium geben, indem das Sachregister zugleich eine Erklärung der Fachausdrücke durch Angabe ihrer Herkunft und wörtlichen Bedeutung bringt und auf ihre Definition im Text hinweist oder sie gibt, wenn sie dort – da vom Thema zu abseits liegend – fehlt. Das Verzeichnis der deutschen und wissenschaftlichen Namen ermöglicht auch die Eingliederung der wichtigsten Insekten in das System, ist also auch selbständig zur Aneignung einer gewissen Formenkenntnis zu verwenden.

## 1. Kleine Auswahl aus der entomologischen Literatur

zum Nachschlagen, für ein weiterführendes Spezialstudium und als Anleitung für praktische Arbeiten.

Besonders berücksichtigt sind neuere, leicht beschaffbare Bücher. Zeitschriftenartikel können nicht genannt werden. Sie findet man in den zoologischen und entomologischen **Referierorganen** aufgeführt.

Advances in Insect Physiology. London and New York (Academic Press) (seit 1963 jährlich ein Band).

Annual Review of Entomology. Palo Alto, California (Annual Reviews, Inc.) (seit 1956 jährlich ein Band).

Berichte über die gesamte Biologie; Abt. A: Berichte über die wissenschaftliche Biologie. Seit Band 306 Berichte Biochemie und Biologie. Berlin, Göttingen, Heidelberg (J. Springer) (1926–1972: 370 Bände).

Entomology Abstracts. London (Information Retrieval Ltd.) (seit 1969 jährlich ein Band). Fortschritte der Zoologie, Neue Folge. Jena und Stuttgart (G. Fischer) (seit 1937 bis 1970 20 Bände).

Review of applied Entomology, Ser. A (Agricultural), Ser. B (Medical and Veterinary). London (Commonwealth Inst. of Entomology) (seit 1913 jährlich je ein Band).

The Zoological Record. London (R. Zoolog. Society) (seit 1863 jährlich ein Band).

## Hand- und Lehrbücher

- EIDMANN, H.: Lehrbuch der Entomologie. 2. Aufl. von F. KÜHLHORN, 633 S., Hamburg und Berlin (P. Parey) 1970.
- GILMOUR, D., WATERHOUSE, D. F., DAY, M. F.: The insects of Australia. A textbook for students and research workers, 1029 S., Melbourne (University Press) 1970.
- GRASSÉ, P. P. (Edit.): Traité de Zoologie. Bd. 9, 1117 S. und Bd. 10, 1948 S., Paris (Masson & Cie.) 1949 und 1951.
- IMMS, A. D.: A general textbook of Entomology including the anatomy, physiology, development and classification of insects. 9. Aufl. von O. W. RICHARDS & R. G. DAVIES, 896 S., London (Methuen & Co.), New York (E. P. Dutton & Co.) 1964.
- Handbuch der Zoologie, eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. 4. Band: Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta (Hauptredakteur M. BEIER). Berlin (W. de Gruyter & Co.) erscheint seit 1968 in einzelnen Lieferungen.
- KAESTNER, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie. Bd. 1: Wirbellose. 3. Teil: Insecta: A. Allgemeiner Teil. 272 S., Jena u. Stuttgart (G. Fischer) 1972. B. Spezieller Teil (im Druck).
- KÈLER, ST. VON: Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. 3. Aufl., 774 S. 33 Taf., Berlin (Akademie Verlag) 1963.
- SCHRÖDER, CH. (Edit.): Handbuch der Entomologie. 3 Bände, 1426+1410+1202 S., Jena (G. Fischer) 1912–1929.
- WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. 726 S., Jena (G. Fischer) 1933. Unveränderter Nachdruck, Stuttgart (G. Fischer) 1968.

## Geschichte der Entomologie

- BODENHEIMER, F. S.: Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné. 2 Bände, 498+486 S., Berlin (W. Junk) 1928 und 1929.
- KEMPER, H.: Kurzgefaßte Geschichte der tierischen Schädlinge, der Schädlingkunde und der Schädlingsbekämpfung. 381 S., Berlin (Duncker & Humblot) 1968.

## Anatomie und Physiologie

- BURSELL, E.: An introduction to insect physiology. 276 S., London und New York (Academic Press) 1970.
- FLOREY, E.: Lehrbuch der Tierphysiologie. Eine Einführung in die allgemeine und vergleichende Physiologie der Tiere. 574 S., Stuttgart (G. Thieme) 1970.
- GILMOUR, D.: The biochemistry of insects. 343 S., New York and London (Academic Press) 1961.
- KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie, 7. Aufl., 381 S., Stuttgart (G. Thieme) 1970.
- NACHTIGALL, W.: Gläserne Schwingen. Aus einer Werkstatt biophysikalischer Forschung. 156 S., München (H. Moos) 1968.
- PFLUGFELDR, O.: Entwicklungsphysiologie der Insekten. Probleme der Biologie Bd. 5, 332 S., Leipzig (Akad. Verlagsgesellschaft Geest & Portig) 1952.
- ROEDER, K. G. (Edit.): Insect Physiology. 1100 S., New York und London (Wiley & Sons, Chapman & Hall) 1953.
- SEIFERT, G.: Entomologisches Praktikum. 422 S., Stuttgart (G. Thieme) 1970.
- SIEWING, E. (Edit.): Großes Zoologisches Praktikum, Bd. 14, in selbständig erscheinenden Heften über je eine Insektenart. Stuttgart (G. Fischer).
- SNODGRASS, R. E.: Principles of insect morphology. 667 S., New York und London (McGraw-Hill Book Comp.) 1935.
- TUXEN, S. L. (Edit.): Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 2. Aufl., 359 S., Copenhagen (Munksgaard) 1970.



- WIGGLESWORTH, V. B.: The physiology of insect metamorphosis. 152 S., London (Cambridge Univ. Press) 1954.
- The principles of insect physiology. 7. Aufl., 836 S., London (Methuen & Co.) 1972. Deutsche Übersetzung der 4. Aufl. mit den Nachträgen der 5. Auflage von M. LÜSCHER, 823 S. Basel und Stuttgart (Birkhäuser Verlag) 1955.
- Insect hormones. 159 S. Edinburgh (Oliver & Boyd) 1970.

### Grundbegriffe der Systematik

- HENNIG, W.: Phylogenetic systematics. 263 S. Urbana, Chicago, London (Univ. of Illinois Press) 1966.
- MAYR, E.: Animal species and evolution. Cambridge (The Belknap Press of Harvard Univ. Press) 1963. Deutsche Übersetzung von G. HEBERER: Artbegriff und Evolution, 617 S., Hamburg und Berlin (P. Parey) 1967.
- RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl., 436 S., Stuttgart (F. Enke) 1954.

### Stammesgeschichte der Insekten

- HANDLIRSCH, A.: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. 1430 S., 51 Taf., Leipzig (W. Engelmann) 1906–1908.
- HENNIG, W.: Die Stammesgeschichte der Insekten. Senckenberg-Buch 49, 436 S., Frankfurt a. M. (W. Kramer) 1969.

### Bestimmungstabellen

- BRUES, C. T., A. L. MELANDER, F. M. CARPENTER: Classification of insects. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge Bd. 108, 2. Aufl., 917 S., Cambridge 1954.
- Handbuch der Zoologie Bd. 4 siehe unter Hand- und Lehrbücher.

### Bestimmungstabellen für die mitteleuropäischen Insekten

- BROHMER, P. (Edit.): Fauna von Deutschland. 11. Aufl., VIII+581 S., Heidelberg (Quelle & Meyer) 1971.
- BROHMER, P., EHRLMANN, P., ULMER, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 4, z. T. in Neubearbeitung, noch nicht vollständig. Leipzig (Quelle & Meyer).
- DAHL, F. (Edit.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. Jena (G. Fischer) seit 1925 in einzelnen Teilen erscheinend, die je nach Umfang eine Ordnung bis eine Familie umfassen. Noch nicht vollständig.
- DÖDERLEIN, L.: Bestimmungsbuch für deutsche Land- und Süßwassertiere. Insekten 1. Teil, 2. Aufl., 315 S., 2. Teil, 1. Aufl., 271 S., München (R. Oldenburg) 1952 und 1932.
- STRESEMANN, E. (Edit.): Exkursionsfauna von Deutschland. Insekten 1. und 2. Halbband, 518 und 476 S., Berlin (Volk und Wissen) 1964 und 1969.

### *Collembola*

- GISIN, H.: Collembolenfauna Europas. 312 S., Genf (Mus. d'Hist. nat.) 1960.

### *Odonata*

- ROBERT, P.-A.: Les Libellules. Neuchâtel (Delachaux & Niestlé) 1958. Deutsche Übersetzung von O. P. WENGER: Die Libellen (Odonaten). Naturkundliche K + F-Taschenbücher Bd. 4, 404 S., Bern (Kümmerly & Frey) 1959.
- SCHIEMENZ, H.: Die Libellen unserer Heimat. 154 S., Jena (Urania) 1953.

### *Orthopteroidea*

HARZ, K.: Die Geradflügler Mitteleuropas. 494 S., Jena (G. Fischer) 1957.

### *Thysanoptera*

PRIESNER, H.: Thysanoptera. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, Bd. 2, 242 S., Berlin (Akademie-Verl.) 1964.

### *Heteroptera*

STICHEL, W.: Illustrierte Bestimmungstabellen der deutschen Wanzen. 499 S., Berlin (W. Stichel) 1925–1938.

– Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen II. Europa. Bd. 1 und 2, 907 S., Bd. 3, 428 S., Bd. 4, 838 S., Berlin 1955–1962.

### *Hymenoptera*

SCHMIEDEKNECHT, O.: Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. 2. Aufl., 1062 S., Jena (G. Fischer) 1930.

### *Coleoptera*

FREUDE, H., HARDE, K. W., LOHSE, G. A. (Edit.): Die Käfer Mitteleuropas. Bisher erschienen Bd. 1, 214 S., Bd. 3, 365 S., Bd. 4, 264 S., Bd. 7, 310 S., Bd. 8, 388 S., Bd. 9, 299 S., Krefeld (Goecke & Evers) seit 1964.

REITTER, E.: Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 5 Bände, 248+392+436+236+343 S., Stuttgart (K. G. Lutz) 1908–1916.

### *Lepidoptera*

FORSTER, W., WOHLFAHRT, TH. A.: Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. 1–4, 202+126+239+329 S. mit 0+28+28+32 Farbtafeln, Stuttgart (Kosmos) 1954–1971. (Enthält noch nicht die Geometriden und Kleinschmetterlinge.)

SPULER, A.: Die Schmetterlinge Europas. 3. Aufl. von E. HOFMANN: Die Großschmetterlinge Europas. 3 Bände. Stuttgart (Schweizerbart) 1907–1910.

– Die Raupen der Schmetterlinge Europas. 2. Aufl. von E. HOFMANN: Die Raupen der Schmetterlinge Europas. Stuttgart (Schweizerbart) 1905.

### *Diptera*

LINDNER, E. (Edit.): Die Fliegen der paläarktischen Region. 8 Bände in einzelnen Lieferungen erscheinend, noch nicht vollständig. Stuttgart (Schweizerbart) seit 1924.

## Biologie der einzelnen Ordnungen

soweit nicht in den Einleitungsbänden zu den Bestimmungswerken enthalten.

Die Neue Brehm-Bücherei: Bisher 44 Einzelnummern über Insekten. Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen) seit 1949.

SCHULZE, P. (Edit.): Biologie der Tiere Deutschlands. Mehrere Lieferungen, unvollständig. Berlin (Bornträger) 1938–1946.

WESENBERG-LUND, C.: Biologie der Süßwasserinsekten. 682 S., Kopenhagen, Berlin, Wien (J. Springer) 1943.

### *Apterygota*

PACLT, J.: Biologie der primär flügellosen Insekten. 258 S., Jena (G. Fischer) 1956.

### *Orthopteroidea*

- CHOPARD, L.: Biologie des Orthoptères. 541 S., Paris (P. Lechevalier) 1938.  
UVAROV, P. B.: Grasshoppers and locusts. Bd. 1, 481 S., Cambridge (Univers. Press) 1966.

### *Blattaria*

- CORNWELL, P. B.: The cockroach. Bd. 1, 391 S., London (Hutchinson & Co.) 1968.  
GUTHRIE, D. M., TINDALL, A. R.: The biology of the cockroach. 408 S., London (E. Arnold) 1968.

### *Isoptera*

- KRISHNA, K., WEESNER, F. M. (Edit.): Biology of termites. Bd. 1, 598 S., Bd. 2, 643 S., New York und London (Academic Press) 1969 und 1970.

### *Hemiptera*

- WEBER, H.: Biologie der Hemipteren, eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. Biol. Studienbücher Bd. 11, 543 S., Berlin (J. Springer) 1930.

### *Coleoptera*

- HORION, A.: Käferkunde für Naturfreunde. 292 S., Frankfurt a. M. (V. Klostermann) 1949.  
LENGERKEN, H. v.: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. Ergebnisse der Insektenbiologie Bd. 1, 285 S., Leipzig (Akad. Verlagsges.) 1939.

### *Hymenopteren*

- BISCHOFF, H.: Biologie der Hymenopteren, eine Naturgeschichte der Hautflügler. Biologische Studienbücher Bd. 5, 598 S., Berlin (J. Springer) 1927.

### *Lepidopteren*

- HERING, M.: Biologie der Schmetterlinge. Biologische Studienbücher Bd. 3, 480 S., Berlin (J. Springer) 1926.

### *Diptera*

- COLYER, CH. N., HAMMOND, C. O.: Flies of the British isles. 383 S., London und New York (F. Warne & Co.) 1951.

## Ökologie

### *Allgemeine Werke*

- KÜHNELT, W.: Grundriß der Ökologie. 2. Aufl., 443 S., Jena (G. Fischer) 1970.  
SCHWERTFEGGER, F.: Ökologie der Tiere. Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen. Bd. 1. Autökologie, die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 461 S., Bd. 2: Demökologie, Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 448 S., Bd. 3 Synökologie (in Vorbereitung). Hamburg und Berlin (P. Parey) 1963 und 1968.  
TISCHLER, W.: Synökologie der Landtiere. 414 S., Stuttgart (G. Fischer) 1955.

### *Einzelfragen*

- BRAUNS, A.: Taschenbuch der Waldinsekten. Grundriß einer terrestrischen Bestands- und Standort-Entomologie. 817 S., Stuttgart (G. Fischer) 1964.  
HERING, E. M.: Biology of the leaf miners. 420 S., s'Gravenhage (W. Junk) 1951.  
LATTIN, G. de: Grundriß der Zoogeographie. Hochschullehrbücher für Biologie Bd. 12. 602 S., Jena und Stuttgart (G. Fischer) 1967.



- ROSS, H.: Praktikum der Gallenkunde (Cecidiologie). Biologische Studienbücher Bd. 12, 312 S., Berlin (J. Springer) 1932.
- ROTHSCHILD, M., CLAY, TH.: Fleas, flukes and Cuckoos, a study of bird parasites. 304 S., London (Collins) 1952.
- WILLIAMS, C. B.: Insect migration. 235 S., London (Collins) 1958. – Deutsche Übersetzung von ROER, H.: Die Wanderflüge der Insekten. 232 S., Hamburg und Berlin (P. Parey) 1961.

## Angewandte Entomologie

### *Nutzbare Insekten*

- BODENHEIMER, F. S.: Insects as human food. 352 S., The Hague (Dr. W. Junk) 1951.
- BÜDEL, A., HEROLD, E. (Edit.): Biene und Bienenzucht. Das gegenwärtige Wissen von der Biene und ihrer Zucht in einer zusammenfassenden Darstellung. 379 S., München (Ehrenwirth) 1960.

### *Schädlingskunde*

- BÖRNER, H.: Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. Bd. 1 und 2, 386 S., Uni-Taschenbücher 16 und 17. Stuttgart (E. Ulmer) 1971.
- BUHL, C., SCHÜTTE, F.: Prognose wichtiger Pflanzenschädlinge in der Landwirtschaft. 364 S., Berlin und Hamburg (P. Parey) 1971.
- ESCHERICH, K.: Die Forstinsekten Mitteleuropas. Ein Lehr- und Handbuch. Bd. 1 bis 3 und 5, 432 + 663 + 825 + 746, Berlin (P. Parey) 1914–1942.
- FRANZ, J. M., KRIEG, A.: Biologische Schädlingsbekämpfung. 208 S., Berlin und Hamburg (P. Parey) 1972.
- FRITZSCHE, R., GEILER, H., SEDLAG, U. (Edit.): Angewandte Entomologie. 778 S., Jena und Stuttgart (G. Fischer) 1968.
- Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. 4 und 5: Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen (H. BLUNCK Edit.) 5. Aufl., Bd. 4 in 2 Lieferungen, 458 + 526 S., Bd. 5 in 5 Lieferungen, davon nur 4 Insekten, 320 + 608 + 408 + 586 S., Bd. 6, Lieferung 3: Biologische Schädlingsbekämpfung, 643 S., Berlin und Hamburg (P. Parey) 1949–1961.
- KEILBACH, R.: Die tierischen Schädlinge Mitteleuropas mit kurzen Hinweisen auf ihre Bekämpfung. 784 S., Jena (G. Fischer) 1966.
- MARTINI, E.: Lehrbuch der medizinischen Entomologie. 4. Aufl., 694 S., Jena (G. Fischer) 1952.
- SCHWENKE, W. (Edit.): Die Forstschädlinge Europas. Bd. 1, 464 S., Hamburg und Berlin (P. Parey) 1972. Weitere Bände in Vorbereitung.
- ZACHER, F.: Die Vorrats-, Speicher- und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung. 366 S., Berlin (P. Parey) 1927.

### *Bestimmungsbücher für Schädlinge*

- BUHR, H.: Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mitteleuropas. 2 Bände, 1572 S., Jena (G. Fischer) 1964 und 1965.
- HERING, E. M.: Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. 3 Bände, 1406 S., 725 Fig., 'S-Gravenhage (W. Junk) 1957.
- KIRCHNER, O.: Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 675 S., Stuttgart (E. Ulmer) 1906. 4. Aufl. – Bd. 6. Gemüse und Küchenkräuter (H. Bremer). 278 S., Stuttgart (E. Ulmer) 1962.
- LINDINGER, L.: Die Schildläuse (Coccidae) Europas, Nordafrikas und Vorderasiens, einschließlich der Azoren, der Kanaren und Madeiras. 388 S., Stuttgart (E. Ulmer) 1912.
- SCHIMITSCHEK, E.: Die Bestimmung von Insektenschäden im Walde. 196 S., Hamburg und Berlin (P. Parey) 1955.
- WEIDNER, H.: Bestimmungstabellen der Vorratsschädlinge und des Hausungeziefers Mitteleuropas. 3. Aufl., 223 S., Stuttgart (G. Fischer) 1971.

## 2. Eine kurze programmierte Übersicht über die Insektenkunde

(*kursiv* = Seitenzahlen)

### Stellung der Insekten im System

Sind die Insekten Proto- oder Deutero- stomier? Warum?

Woran erkennt man, daß die Insekten Articulaten sind?

Woran erkennt man, daß die Insekten Arthropoden sind?

Protostomier, weil der Urmund zum definitiven Mund wird.

a) an der echten Segmentierung auch des Coeloms – 186

b) an der strickleiterförmigen Bauchganglien- kette, Fig. 78 – 128

c) am durchgehenden Darm – 92 (285)

a) an den Arthropodien – Fig. 33

b) an der Gliederung des Hautpanzers in Sklerite und Membrane – 48

c) an der Kopfbildung – 52

d) an den Einzel- und Komplexaugen – 120ff

e) weitere Merkmale 2.1.2.2. – 285

### Bau und Funktion des Insektenkörpers

Aus welchen Hauptschichten besteht das Integument der Insekten?

Aus welchen Schichten besteht die Kutikula? Wodurch unterscheiden sie sich?

Was versteht man unter Sklerotisierung?

Was ist Chitin?

Welche Eigenschaften verdankt das Integument der Kutikula?

Fig. 5: aus Kutikula, Epidermis und Grundmembran (Tabelle 1) – 14

Epikutikula ohne, Prokutikula mit und Subkutikula ohne Chitin – 15

Gerbung des Eiweißstoffes Arthropodin durch phenolische Substanzen – 18

Ein Polysaccharid – 17, Formel Fig. 6

a) Druck- und Reißfestigkeit

b) Widerstandsfähigkeit gegen chemische Einflüsse

c) Undurchlässigkeit für Wasser von innen nach außen

Zement-, Wachs-, Kutikulinschicht (und nicht immer dichte Schicht) – 20

Exo-, Meso- und Endokutikula – 19–20

Aus welchen Schichten besteht die Epikutikula?

Aus welchen Schichten besteht die Prokutikula?

Wo wird das Wachs der Wachsschicht gebildet?

Was sind Inkrusten?

In den Önozyten – 21

Bestandteile der Kutikula außer Chitin: Eiweiß (Arthropodin, Sklerotin, Resilin, Glykoproteide) und möglicherweise Kalk- einlagerungen – 17, 20

a) Drüsenzellen – 80ff.

b) Haarbildungszellen – 22, Fig. 5

c) Sinneszellen – 106, Fig. 67

d) Önozyten – 165

Welche differenzierten Zellen können in der Epidermis außer Deckzellen vorhanden sein?

Was ist die Grundmembran?

Eine von den Epidermiszellen abgeschiedene, nichtzellige Basalmembran von Ultra-Gitter-Struktur (eventuell durch angelagerte Blutzellen oder eine bindegewebeartige Cutis verstärkt), die die Epidermis von der Leibeshöhle abgrenzt – 14

Was sind von den Epidermiszellen gebildete Anhangsgebilde der Haut?

Wodurch unterscheiden sich Haare und Dornen?

Wodurch kommt die Färbung der Haut zustande?

Wo sind die Pigmentfarben abgelagert?

Welche Strukturfarben gibt es?

Wie ist eine Schillerschuppe gebaut?

Wie unterscheiden sich Musterarten und Musterorte?

Wie wirkt sich verstärkte Melaninbildung auf Färbung und Zeichnung aus?

Wovon ist die Melaninbildung abhängig?

Welche Hauptaufgaben hat das Integument und wodurch ist es zu deren Erfüllung befähigt?

Welche Gelenkformen kommen bei Insekten vor?

Wie sitzen die Muskeln am Integument an?

Wie ist der Feinbau eines Insektenmuskels?

Welche physiologischen Vorgänge laufen bei der Kontraktion eines Muskels ab?

Welche Aufgaben hat das Bindegewebe?

Woran erkennt man, daß der Kopf durch

a) Haare und Schuppen – 22–24

b) Dornen und Warzen – 25

c) das kutikulare Innenskelett – 25, 54, 62  
Haare sind Bildungen einer Zelle (trichogene Zelle), Dornen sind von einem Epithel ausgekleidet – 22, 25

Durch Pigmentfarben oder/und Strukturfarben – 26ff., und 30ff.

Melanine in der Kutikula, Ommochrome Pterine (28), und Gallenfarbstoffe (29), Carotine (29), Chlorophyllabbauprodukte (30) in der Epidermis, dazu kommen noch von Drüsen ausgeschiedene Sekretfarben (30)

Interferenzfarben und Farben trüber Medien – 30ff., 32

Fig. 16, – 32

Musterarten qualifizieren, Musterorte lokalisieren die Musterteile – 34, 35

a) Nigrismus (Verbreiterung der dunklen Zeichnungselemente)

b) Abundismus (Auftreten neuer dunkler Zeichnungselemente)

c) Melanismus (Verdunklung der Grundfarbe)

d) Skotasmus (Verschwinden der Zeichnung in einer gleichmäßig dunklen Grundfarbe) – 27, Fig. 13

Vom Stoffwechsel und daher auch von Umwelteinflüssen (z.B. Temperatur 259, 434, Photoperiode 443, vermehrte Bewegung 469)

a) Schutz vor mechanischen, chemischen und physikalischen Einwirkungen

b) Schutz vor Verdunstung

c) Sauerstoffaufnahme – 153

d) Sekretion

e) Ermöglichung der Beweglichkeit durch Bildung von Gelenken und Muskelansatzstellen – 49–50, 25, 46–47, 48

Fig. 32

Fig. 29 und 30 – 46

Fig. 24–27 – 41–42

44–45

a) Stütze und Hülle für die von ihm umgebenen Organe – 47

b) Stofftransport – 47

a) An seiner Ontogenie – 187, Fig. 110



Verschmelzung von Körpersegmenten entstanden ist?

Aus wieviel Segmenten ist der Kopf entstanden?

Wodurch unterscheiden sich Glieder- und Geißelantennen und in welchen Gruppen kommen sie vor?

Welches sind die paarigen Mundwerkzeuge?

Welches sind die unpaaren Mundwerkzeuge?

Wie lassen sich die Mundwerkzeuge nach ihrer Funktion einteilen?

Wie sind die ursprünglich kauenden Mundwerkzeuge ihrer anderen Funktion entsprechend in den einzelnen Insektenordnungen umgebildet worden?

Wodurch unterscheiden sich die Mundwerkzeuge der Ento- und Ektognatha?

Von welchen Mundwerkzeugen werden die Saugzangen a der *Dytiscus*- und b der Planipennienlarve gebildet?

Wie ist ein typisches Thoraxsegment gebaut?

Was sind Paranota?

Was sind die Flügel?

Erkläre den Aufbau eines Flügels an Hand seiner Entwicklung.

Wie unterschieden sich in ihrer Entstehung Längs- und Queradern?

Welche Muskeln ermöglichen den Flug?

Was sind die Unterschiede zwischen a neurogener und b myogener Flügelschlagrhythmik?

b) an dem Bau des Gehirns – 129ff., Fig. 79  
c) an seinen Extremitäten (Fühler, Mundgliedmaßen) – 52ff.

Tabelle 2, Fig. 34 und Diskussion 53

Fig. 36. – Die Gliederantennen der Entognatha haben Muskeln in jedem Fühlerglied, die Geißelantennen der Ektognatha nur in den ersten beiden Fühlergliedern – 57

a) Mandibeln

b) Maxillen

c) Labium – 57, 58

a) Labrum

b) Epipharynx

c) Hypopharynx – 58, 59

a) in kauende

b) leckend saugende

c) stechend saugende

Aufgabe: Man zeichne nach den bei den einzelnen Ordnungen gegebenen Figuren die Mundwerkzeuge nebeneinander in Seiten- und Vorderansicht und im Querschnitt auf und male die homologen Teile mit Buntstiften aus. Man erkennt dann daß die leckend saugenden und besonders die stechend saugenden in sehr verschiedener Weise gebildet werden.

Bei den Entognatha sind sie innen in der Kopfkapsel eingelenkt, bei den Ektognatha außen an ihr. – Fig. 112a und 173b

a) von den Mandibeln – 367

b) von Mandibeln und Maxillen – 362

Fig. 42a, 33c: Notum, Sternum, Pleurum, 1 Paar Beine, 1 Paar Flügel (nur am 2. und 3. Thoraxsegment), 1 Paar Ganglien, Längsmuskeln, Doro-ventral-Muskeln, Beinmuskeln, direkte Flügelmuskeln. – 61, 66

Die Seitenränder des Notums überragende Falten mit Tracheenversorgung. Fig. 89

Vergrößerte Paranota. – 66

Fig. 140, – 237ff.

Längsadern werden von Tracheen vorgebildet, Queradern nicht. Sie haben sich aus einem unregelmäßigen Zwischengeäder herausgegliedert. – 66

Direkte und indirekte Flugmuskeln. Unterschiede Fig. 44 – 67

Bei a ist für jeden Flügelschlag ein Nervenimpuls nötig, bei b reizen sich die antagonistischen Muskeln gegenseitig – 71f.

Welche Korrelationen bestehen zwischen Ausbildung von Thorax und Flügelbewegung?

Wie ist das Arthropodium aufgebaut?

Wie unterscheiden sich Arolium, Pulvillen und Empodium?

Wie sind die Beine zur Erfüllung bestimmter Aufgaben ausgebildet?

Aus wieviel Segmenten ist das Abdomen ursprünglich aufgebaut?

In welchen Insektenordnungen sind Abdominalbeine noch vorhanden? Wie sind sie ausgebildet?

Welche Abdominalanhänge der Pterygoten werden als Abdominalgliedmaßenabkömmlinge gedeutet?

Warum sind Penis und seine Anhänge keine Abdominalextrimitäten?

Wovon wird das Innenskelett gebildet und wozu dient es?

Wie sind Hautdrüsenzellen gebaut?

Was sind die Hauptaufgaben der Hautdrüsen?

Was sind die Hauptaufgaben der Kopfdrüsen?

Welche Abschnitte können am Darmtraktus unterschieden werden?

Wodurch unterscheiden sich die 3 Hauptabschnitte?

Was ist die peritrophische Membran?

Wie funktioniert der Kaumagen?

Welches sind die Aufgaben der Mitteldarmzellen?

Libellen- u. Heuschreckentyp, Coleoptertyp, Hymenopteren- und Dipterentyp – 67, 72, 315, 324, 368, 379

Fig. 33 – 51 f.

Fig. 42 b und c – 63

Klammerbeine Fig. 193 e – 339

Raubbeine Fig. 187 b, 198, 208, 210 c, 213 g

Sprungbeine Fig. 182 a – 324; 199 d – 349

Schwimm- oder Ruderbeine Fig. 199 b – 349

Grabbeine Fig. 182 b, d – 324; 200 c, 167 bis 349; 216 a

Duftbeine 393

Schaukelbeine Fig. 199 c – 349

Sammelbeine Fig. 221 a – 381

Putzbeine Fig. 51 – 79, 393

11 Segmente + Telson. Fig. 48, 49 – 76 f.

Diplura Fig. 170 – 301

Protura Fig. 171 – 302

Collembola Fig. 172 – 303

Archaeognatha, Zygentoma Fig. 173 – 306

Cerci (11. Segm.), gelegentlich auftretende Pygopoden (10. Segm.), ♂ Subgenitalplatte mit Harpagonen, ♀ Valviferen (9. Segm.) – 77, 78, Fig. 49, 50

Entwickeln sich nicht aus Extremitätenknospen des Keimes – 78

Durch Einstülpungen der Kutikula im Kopf als Tentorium (54, Fig. 35) und im Thorax als Furca und Spina (62, Fig. 41) zum Ansatz für Muskeln.

81, Fig. 53

Bildung der Zementschicht (84), von Wachs (84), Lack (85), Schleim (85), Öl (86), Allomonen (86 f.), Seide (89 f.) und Pheromonen (91).

Bildung von Speichel, Futtersaft und Seide – 91

1. Vorderdarm (Pharynx, Ösophagus, Kropf, Kaumagen, Valvula cardiaca)

2. Mitteldarm mit Blindsäcken

3. Hinterdarm (Valvula pylorica mit Malpighigefäßen, Ileum, Colon, Valvula rectalis, Rectum) – 92–98, Fig. 59

Vorder- und Hinterdarm besitzen als Bildungen des Ektoderms eine Intima, der Mitteldarm als entodermale Bildung nicht. – 92, 186, 196

97, Fig. 63

92, Fig. 60

a) Sekretion – 94, Fig. 61

b) Resorption – 95

Wie werden die verbrauchten Mitteldarmzellen wieder ersetzt?

Wo findet die Verdauung statt?

Was ist extraintestinale Verdauung?

Was brauchen die Insekten als Nahrung?

Was sind für die Insekten essentielle Stoffe?

Was versteht man unter intermediärem Stoffwechsel?

Wohin geben die Darmzellen die von ihnen resorbierten Stoffe ab?

Wo werden Stoffe gespeichert?

Welche Aufgaben hat das Blut?

Welche Aufgaben haben die Fettkörper?

Was sind Önozyten?

Wie zirkuliert das Blut im Insektenkörper?

Was geschieht mit den Abfallprodukten des Stoffwechsels?

Wodurch wird der Wasserhaushalt reguliert?

Wie wird der in der Luft enthaltene  $O_2$  an die Gewebe transportiert a bei den Insekten, b bei den Wirbeltieren?

Wie ist das Tracheensystem gebaut?

Wie erfolgt die Atmung bei den Landinsekten?

Durch Regenerationszellen – 95f. – Fig. 61

Hauptsächlich im Mitteldarm. Ausnahme Termiten im Hinterdarm – 99

Verdauung vor der Mundhöhle z.B. bei *Dytiscus*- und Planipennialarven – 99

a) Proteine als Aufbaustoffe,  
b) Kohlenhydrate und Fette als Energiequellen,

c) essentielle Stoffe. – 100

Lebensnotwendige Stoffe, deren Synthese ihnen selbst nicht möglich ist: Vitamine, Aminosäuren, höhere Fettsäuren, anorganische Salze – 100f.

Abbau der Nahrung durch Enzyme in ihre Bauelemente und deren Verwendung zum Aufbau artgener Bau-, Betriebs- und Speicherstoffe – 100, 160ff.  
in das Blut – 95

in den Fettkörpern – 161

Transport von Nährstoffen (162), Hormonen (133), Stoffwechselendprodukten (101), Gasen (152), außerdem Beseitigung von Fremdkörpern, Wundverschluß (159), Übertragung des Binnendrucks der Leibeshöhle auf bestimmte Körperregionen (z.B. Flügelausbreitung)

Fett-(160f.), Kohlenhydrat-(162), Aminosäuren- und Protein-(162), Purin-(163) und Pigmentstoffwechsel (164)

165

151f., Fig. 94

Sie werden durch die Malpighigefäße ausgeschieden (101, 102) oder in Uratzellen der Fettkörper (164), in Pericard- (165) und Epidermiszellen und in Flügelschuppen (28), ausnahmsweise auch in Önozyten (166) abgelagert

Überflüssiges Wasser wird durch die Malpighigefäße ausgeschieden (102), bei Wassermangel wird Wasser aus dem Kot durch die Rectalpapillen resorbiert (98). Bei Homopteren wird Wasserüberfluß durch Filterkammern (354) ausgeschieden.

a) direkt durch die Tracheen über Tracheolen und Tracheenendzelle – 151, Fig. 91

b) an die roten Blutkörperchen gebunden 147–151 – Fig. 87, 89

Einatmung durch Diffusion und Ventilation – 151, Ausatmung ( $CO_2$ -Abgabe) durch die Tracheen und zum kleinen Teil



Wie erfolgt die Atmung bei den Wasserinsekten?

Ist das Vorhandensein in Wasser lebender Larven ein ursprüngliches oder abgeleitetes Merkmal? (Begründung!)

Welches sind die Aufgaben des Zentralnervensystems?

Was sind Erfolgsorgane?

Welches sind die wesentlichen Bauelemente des gesamten Nervensystems?

Wie erfolgt die Reizleitung?

Wo und wie wird ein Impuls von der einen Nervenzelle auf die andere weitergeleitet?

Was sind Gliazellen?

Was ist das Perilemma?

Welches sind die Bauelemente der Sinnesorgane?

Welche Sinnesorgane gibt es, wie sind sie gebaut und wie wirken sie?

Wie unterscheiden sich in ihrem Bau

a) Ozellen und b) larvale Stemmata?

Wie ist ein Ommatidium gebaut?

Welche Typen des dioptrischen Apparates gibt es?

Wie unterscheiden sich in Bau und Leistung Appositionsaugel, Superpositionsaugel und neurales Superpositionsaugel?

auch über das Blut durch Diffusion – 152

a) wie bei Landinsekten durch Luftholen an der Wasseroberfläche: Plastronatmer – 153, Atemröhren Fig. 199a, 210c, 233

b) Hautatmung – 401

c) äußere Tracheenkiemen – Fig. 175, 176, 179, 180, 213a, 224, – 310, 314, 318, 357, 361, 385

d) innere Tracheenkiemen Fig. 175 – 314 siehe auch 417.

Die Atmung der Wasserinsektenlarven ist eine abgewandelte Tracheenatmung, die sich nur bei landlebenden Tieren entwickelt haben kann. Wasserleben daher abgeleitet. – 286

a) Weiterleitung und Koordination der durch die afferenten Nervenbahnen zugeleiteten Impulse – 103

b) selbsttätige Erzeugung rhythmischer oder wenigstens regelmäßiger Impulse und ihre Weiterleitung an die Effektoren durch die efferenten Nervenbahnen – 103

c) Speicherung von Impulsen – 139ff.

Muskeln, Drüsen, Leuchtorgane

104–108, 128 – Fig. 65, 78

105

in den Synapsen – 105

108

108

a) Zellen mit freier Nervenendigung – 106, 109

b) Haarsensillen – 109–111, Fig. 67, 68

c) Skolopidien – 111–113, Fig. 69

a) Geschmacksorgane – 113–114, Fig. 70a

b) Geruchsorgane – 114–117, Fig. 70b, c, 71

c) Hygrorezeptoren – 117

d) Thermorezeptoren – 118

e) Chordotonalorgane – 118

f) Gleichgewichtsorgane – 118

g) dynamische Organe – 118

h) Gehörorgane – 119–120, Fig. 72, 184

i) Lichtsinnesorgane 120–127, Fig. 73, 74, 75, 76

a) 121, Fig. 73

b) 122 (wie Ommatidium)

120, Fig. 73c

akon, eukon, pseudokon – 123, Fig. 74

123–125, Fig. 74, 75, 76

Welches Bild entwirft a) das Komplex-  
auge? b) das Auge eines Wirbeltieres?

Welche Farben können die Insekten se-  
hen?

Welche Abschnitte lassen sich am Gehirn  
unterscheiden?

Wie ist das Bauchmark aufgebaut?

Was ist das Viszeralnervensystem?

Was sind die Bestandteile des endokrinen  
Systems?

Was sind Hormone, Pheromone und Allo-  
mone und wodurch unterscheiden sie  
sich?

Nenne Beispiele für diese Wirkstoffgrup-  
pen

Wie ist der Bauplan der männlichen und  
weiblichen Geschlechtsorgane?

Welche Ovarioltypen gibt es?

Vergleiche Spermatogenese und Oogene-  
se!

Bei welchen Insekten ist noch der ur-  
sprüngliche segmentale Aufbau der Ge-  
schlechtsorgane erhalten?

Bei welchen Pterygoten ist noch eine paa-  
rige Ausmündung der Gonaden erhalten?

Sind die doppelten Geschlechtsöffnungen  
der Lepidopteren dazu homolog?

Welche Zellen bilden die Eischale und  
woraus besteht sie?

Wo findet die Besamung der Eier nor-  
malerweise statt?

Wie gelangt das Sperma in das Recepta-  
culum seminis?

Wohin gibt das ♂ sein Sperma ab?

a) ein aufrecht stehendes Rasterbild, Fig.  
75, 77b

b) ein um 180° gedrehtes Linsenbild.  
127

128-130, Fig. 79

128 - Fig. 78

130

a) neurosekretorische Zellen - 132

b) Neurohämalorgane (Corpora cardiaca)  
- 132-133

c) neuroendokrine Hormondrüsen (Cor-  
pora allata) - 133

d) Hormondrüsen (Ventral- und Pericard-  
drüsen) - 133-135

Beispiele für die Zusammenarbeit:

249-257, 446-447, Fig. 252, 472 ff., Fig. 252

Sie sind Wirkstoffe, die als Hormone auf  
körpereigene Organe, als Pheromone auf  
arteigene und als Allomone auf artfremde  
Organismen wirken

a) Hormone: Juvenilhormon (252), Ec-  
dyson (250), Farbwechselhormon (446)

b) Pheromone: Sexual- (478), Aggrega-  
tions- (478), Alarm- (477) und Kastenbil-  
dungsspheromone (472 ff., 476)

c) Sekrete der Pygidial- (86), Prothorax-  
(87), Metathorax- (88), Stink- (88), abdo-  
minalen Gift- (der Hymenopteren) (541)  
und Lockdrüsen (von Ameisen- und Ter-  
mitengästen) (482)

a) Fig. 99, b) Fig. 104

a) panoistisch

b) polytroph meroistisch

c) teletroph meroistisch - 168-170, Fig.  
105

Fig. 101; 174-175, Fig. 106

Japygidae Diplura bes. (Fig. 170), Ar-  
chaeognatha (Fig. 173), Ephemeroptera  
(Fig. 176)

Ephemeroptera ♀ (312)

Nein, die Öffnung der Bursa copulatrix  
ist sekundär entstanden (Fig. 104f., 229)  
die Follikelzellen hauptsächlich aus Lipo-  
proteinen - 174

in der Vagina aus dem Receptaculum se-  
minis - 176

durch die Begattung - 270

a) direkt in das Receptaculum - 271

In welcher Form wird das Sperma übertragen?

Wie erfolgt die Samenübertragung bei  
a) Odonaten, b) *Cimex*, c) Apterygoten

Gibt es bei den Insekten funktionellen Hermaphroditismus?

Welche Formen der Parthenogenese kommen bei den Insekten vor? (Beispiele!)

Was ist Pädogenese?

Wie verhalten sich die Chromosomen bei der Parthenogenese?

Was versteht man unter a) Brutfürsorge und b) Brutpflege?

## Entwicklung der Insekten

Was ist Ontogenese?

In welchen Perioden lässt sich die Ontogenese eines Insekts einteilen?

In welche Abschnitte lässt sich die Embryonalentwicklung einteilen?

Wie ist ein Insektenei aufgebaut?

Welche Eitypen kommen bei den Insekten vor?

Wie verläuft die Furchung bei einem normalen Insektenei?

Was sind Vitellophagen?

Welche Keimblätter werden ausgebildet?

Von welcher Stelle geht die Segmentierung des Keimstreifens aus?

Was ist die protopode Phase?

Wo bleibt die protopode Phase bis in die postembryonale Zeit erhalten?

b) indirekt in die Vagina oder die Bursa copulatrix – 271, Fig. 229

a) als freie Spermien – 271

b) als Spermatophore – Fig. 158, 229

a) durch sekundären Kopulationsapparat – 316

b) durch das Ribagasche Organ – 272, Fig. 159

c) durch aktive Aufnahme der ♀♀ des vom ♂ abgesetzten Spermias – 271

ja, selten bei Schildläusen (*Icerya*) und termitophilen Fliegen – 274, Fig. 160

a) Arrhenothokie (*Apis*) – 274

b) Thelytokie (häufig z.B. Psychiden, Copeognathen u. a. m.) – 274

c) Heterogonie (Blattläuse, Gallwespen) – 274, 358, Fig. 211, 212

276, Fig. 161

a) haploide, b) somatische Parthenogenese – 276

a) 460–465, b) 465–466

Die Entwicklung eines Individuums vom Ei bis zum Tod

a) Embryonalentwicklung – 178–211

b) postembryonale Entwicklung – 211–260

c) Fortpflanzungsperiode – 261–281

d) Altern – 281–282

a) Primitiventwicklung – 181–189

b) Keimhüllenbildung und Blastokinese – 189–194

c) Organentwicklung – 194–197

d) Auskriechen – 198–199

Fig. 107

a) isolezithale (selten: Collembola) – 181

b) zentrolezithale (in der Regel) – 180

superfiziell – 181–184, Fig. 109

Zellen, die an der Aufarbeitung des Dotters beteiligt sind. – 185

a) Ektoderm – 185

b) Entoderm – 185

c) Mesoderm – 186

vom Differenzierungszentrum – 187

Ausbildung von Kopflappen mit den Knospen von 4 Paar Extremitäten und 3 Thoraxsegmenten mit je ein Paar Extremitätenknospen – 187

bei gewissen Schlupfwespen – Fig. 129 a–c



Was ist die polypode Phase?

Was ist die oligopode Phase?

Was sind Pleuropodien?

Welche Keimhüllen gibt es bei den Insekten?

Wie entsteht die Amnionhöhle?

Welches sind die typischen Erscheinungen der Blastokinese?

Warum ist die Leibeshöhle ein Mixocoel?

Welches sind die wichtigsten (ontogenetischen) Merkmale eines echten Segments?

Was ist a) das Furchungs- und b) das Differenzierungszentrum?

Wie unterscheiden sich a) der regulative und b) der nicht regulative Eityp?

Welches sind die Unterschiede zwischen den Eitypen der Hemi- und Holometabolen?

Wie durchbricht die Erstlarve beim Schlüpfen die Eischale?

Welche Formen der Metamorphose gibt es?

Was sind imaginipetale und imaginifugale Larvenmerkmale?

Was versteht man unter allometrischem Wachstum?

Wie unterscheiden sich die Larven a) der Hemimetabolen von b) denen der Holometabolen?

Was ist Histogenese und Histolyse?

Welche Larvenform gibt es bei den Holometabolen?

Was erfolgt während der Puppenruhe?

Wie werden Larvenhäutungen und Metamorphose von Hormonen gesteuert?

Was sind Prothetelie und Metathetelie?

Wie wirkt die Temperatur auf die Entwicklung?

Abdomen segmentiert, jedes Segment mit Anlagen für 1 Paar Extremitäten – 187

Extremitätenknospen am Abdomen wieder rückgebildet – 188

Extremitätenknospen des 1. Abdominal-segments zu einem provisorischen Drüsenorgan umgebildet – 193

a) die extraembryonale Serosa überzieht Keimstreif und Dotter – 189

b) das zum Embryo gehörende Amnion, das seinen noch nicht ausgebildeten Rückteil ersetzt und die mit Flüssigkeit gefüllte Amnionhöhle bildet – 189

a) durch Einstülpung (Embolie) – 189

b) durch Überwachsung (Epibolie) – 191  
193 a-g

196

a) ein Paar Coelomsäcke – 186

b) frühembryonale Gliedmaßenpaare – 187

c) embryonale Ganglienpaare – 194

[d] Ansatzstellen seiner Längsmuskeln – 48, 49]

Fig. 111, 125, 126 – a) – 181, b) – 203

a) – 201, b) 205

Fig. 125 – 209

198: a) durch Aufbeißen, b) durch Ab-sprengen eines Deckels, c) durch Auf-schneiden mit einem Eizahn

216–222

213

224

a) sie sind imagoähnlich und haben freie Imaginalanlagen

b) sehen ganz anders aus als die Imago und haben versenkte Imaginalanlagen  
230

Fig. 129

Der Umbau der larvalen Organe zu imaginalen. – 231–244  
249–257

257

258, 435

Wie wirkt die Photoperiode auf die Entwicklung?  
 Was versteht man unter Dormanz und in welchen Formen tritt sie auf?  
 Schildere die durch den Parasitismus stark abgeleitete Entwicklung der Strepsipteren. Welche Vorteile haben die Holometabolen gegenüber den Hemimetabolen im Kampf ums Dasein?

## Insekt und Umwelt

Welche Insekten sind Parasiten der Säugetiere (einschließlich des Menschen) und wie lassen sie sich einteilen?

Wie unterscheiden sich a) die temporären von b) den stationären Parasiten?

Welche Insekten sind Parasiten der Vögel?

Wodurch wird den Insekten das Leben im Haar- oder Federkleid ermöglicht?

Was ist Phoresie?

Welche Insekten sind Parasiten anderer Insekten und wie lassen sie sich einteilen?

Welche Eigentümlichkeiten zeigt die Entwicklung verschiedener Terebrantes

Was ist Sozialparasitismus?

Was ist Symphyllie (bei Termiten und Ameisen)

Wie kommt es zur Bildung von Wanderheuschreckenschwärmen?

**Aufgabe]** Sammle Fraßspuren von Insekten an Pflanzen und suche sie zu klassifizieren!

Welche Fraßformen gibt es an Blättern?

442

519–522

374–375

a) Leichtere und sicherere Häutung,  
 b) Larven und Imagines können verschiedene Lebensräume ausnützen,  
 c) Entfaltung größerer Formenmannigfaltigkeit – 420

a) Ektoparasiten

α) temporäre: Cimicidae, Triatominae, blutsaugende Dipteren, Flöhe

β) stationäre: Haarlinge (Amblycera, Ischnocera, Rhynchophthirina – 334), Anoplura (334), Polycetenidae auf Fledermäusen, Pupipara (Nycteribiidae und Streblidae auf Fledermäusen, Hyppoboscidae auf anderen Säugetieren), Diploglossata (*Hemimerus*) und als Übergang von den temporären *Arixenia* – 483

b) Entoparasiten: Gasterophilidae und Oestridae – 485, 541

a) suchen den Wirt nur zur Nahrungsaufnahme auf, Entwicklung fern vom Wirt.

b) entwickeln sich und leben ständig auf dem Wirt. Sie kleben ihre Eier an die Haare oder sind lebendgebärend.

a) stationäre: Federlinge (Mallophaga, 334), Pupipara, einige Calliphoridae u.a. Dipteren.  
 414, 415

Fig. 264 a – 480

485:

a) Raubparasiten: Dipteren, Terebrantes z. T., Sand- und Wegwespen

b) Entoparasiten: Terebrantes z. T., Strepsipteren, Rhipiphoridae (Coleopteren).

Polyembryonie – 262, totale Furchung – 181, Trophamnionbildung – 192, protopode Junglarven – 218

486

481–483

468–470

Fig. 269 – 490 ff.

Welche Formen von Blattminen kann man unterscheiden?

Was sind Gallen?

Wie können die Gallen eingeteilt werden?

Welche Insekten züchten Pilze?

Was versteht man unter Entosymbiose?

Wie schützen sich die Insekten vor ihren Feinden?

Was versteht man unter Mimikry und Mimese?

Welche Ausbreitungsmöglichkeiten haben die Insekten?

Welche Ausbreitungsschranken gibt es?

Was ist ein Ökosystem?

Was ist das wesentliche Kennzeichen eines Ökosystems?

Was ist Massenwechsel?

Wodurch wird der Massenwechsel beeinflusst?

Was ist eine Gradation?

In welchen Phasen verläuft eine Gradation?

Welche Faktoren sind für den Verlauf einer Gradation maßgebend?

Was sind schädliche Insekten?

Fig. 270, 271 – 492

500, 503

500ff.

506:

a) Termiten (Macrotermitidae)

b) Blattschneiderameisen (*Atta*)

c) holzbrütende Käfer (Lymexylonidae, Scolytidae, Platypodidae)

d) Holzwespen

508

a) durch Allomone – 86, 87

b) Verteidigungswaffen (Giftstachel *Aculeata* – 382, Beißmandibeln bei Termiten u. a.)

c) Reflexbluten – 159

d) Schutztrachten 511

511–512

b) blutsaugende Dipteren, Cimicidae  
Vagilität und Verschleppung – 538

geographische und ökologische – 538

ein Lebensraum, in dem sich zwischen den einzelnen Organismenarten und zwischen Organismen und unbelebter Umwelt ein dynamisches Gleichgewicht eingestellt hat. – 528

Selbstregulation – 528

langjährige Änderungen in der Populationsdichte einer Art – 530

a) durch äußere Faktoren: Temperatur (435–438), Feuchtigkeit (438), kosmische und terrestrische Strahlung (449–450), Nahrungsangebot und -qualität (450ff., 490ff.), Konkurrenz durch andere Arten (531, 532), Feinde und Krankheiten (487, 488)

b) durch innere Faktoren: Reaktionsbreite (Euryökie – 425, Stenökie – 422), Reaktionslage (515), Reaktionstyp (515ff.), Degenerations- und Übervölkerungserscheinungen (533)

Die Störung des biozönotischen Gleichgewichts durch Übervermehrung einer Art – 542

in 5 Phasen – 543

543–544

540



Welche Bekämpfungsmethoden können gegen schädliche Insekten eingesetzt werden?	544-548
Wie kommt Insektizidresistenz zustande?	547
Was versteht man unter integriertem Pflanzenschutz?	549

### Bestimmungstabelle für die wichtigsten Insektenordnungen

An Stelle von Fragen und Antworten über die wichtigsten Merkmale der Insektenordnungen soll hier in Form einer dichotomen Bestimmungstabelle die Einordnung wenigstens der wichtigsten Insekten in die ihnen zugehörnde Ordnung ermöglicht werden. Es empfiehlt sich, zunächst durch Bestimmen bereits bekannter Insekten sich mit der Tabelle vertraut zu machen. Wer sich die in der Tabelle gegebenen Merkmale und die Fig. 170 bis 237 einprägt, wird die meisten Insekten ohne Hilfe eines Buches mühelos einordnen können. Auch die Larvenformen, aber nicht die Puppen sind berücksichtigt. In der Tabelle werden immer zwei gegensätzliche Merkmale oder Merkmalsgruppen einander gegenübergestellt, zwischen denen man sich entscheiden muß, die Zahl am Ende verweist jeweils auf einen neuen Verweispunkt, bis die zugehörige Ordnung gefunden ist. Zur Vereinfachung der Tabelle wurden die Ordnungen, deren Vertreter wegen ihrer großen Seltenheit kaum einmal in die Hände von Anfängern kommen dürften, weggelassen. Es sind dieses die folgenden Ordnungen: 16. Zoraptera, 20. Peloridiina und 27. Strepsiptera. Die Weibchen der letzteren finden sich nicht selten im Hinterleib von Hymenopteren und Zikaden, erinnern aber in ihrem Aussehen so wenig an Insekten, daß sie nicht erst in die Tabelle aufgenommen werden brauchen (s. Fig. 219). Auch die beinlosen, auf Pflanzen festsitzenden Schildlausweibchen sind nicht aufgenommen. Sie besitzen einen langen Saugrüssel, sind rundlich, schüsselförmig oder flach und von einem runden oder langen Schild bedeckt (Fig. 203, 204).

1. Flügel, Flügelstummel oder Flügellappen vorhanden . . . . . 2
  - Flügel oder Flügelstummel fehlen vollständig . . . . . 30
  - mit 2 Paar gut ausgebildeten Flügeln . . . . . 3
  - mit 1 Paar Flügeln oder mit Flügelstummeln oder Flügellappen . . . . . 25
3. Vorder- und Hinterflügel von etwa gleicher Struktur . . . . . 4
  - Vorder- und Hinterflügel von verschiedener Struktur: Vorderflügel lederartig oder hornig, pigmentiert, nicht durchsichtig, Hinterflügel häutig, durchsichtig oder durchscheinend, zusammenfaltbar, gelegentlich reduziert . . . . . 18
4. Vorder- und Hinterflügel bandartig schmal und sehr lang federartig bewimpert, aber nicht beschuppt. Kleine (bei uns meist 1 mm lange), gestreckte, schmale Insekten mit hypognathem Kopf mit 6- bis 9-gliedrigen Fühlern, Komplexaugen und einem Mundkegel mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen. Tarsen 2-gliedrig (bei den Tubulifera Vordertarsen 1-gliedrig) mit einem großen ausgebreiteten, in der Ruhe eingefalteten Pulvillus (Fig. 195) . . . . . **Thysanoptera (340-342)**
  - Flügel anders gestaltet . . . . . 5
5. Flügel dicht und lang behaart oder beschuppt, ohne oder nur mit wenigen Queradern, Fühler lang und vielgliedrig . . . . . 6
  - Flügel nicht dicht behaart, nur mit wenigen oder sehr kurzen Borsten . . . . . 7
6. Flügel und Körper dicht beschuppt, selten nur mit unbeschuppten Flecken, Diskoidalzelle groß, Fühler verschieden gestaltet (keulenförmig, borstenförmig, gekämmt), Vorderflügel wenigstens bei den großen Arten oft viel größer als die Hinterflügel, Galea bildet einen Rollrüssel oder ist ganz verkümmert, Mandibeln stark reduziert. Kleine bis sehr große Insekten (Fig. 225) . . . . . **Lepidoptera (386-395)**
  - Flügel vorwiegend behaart, Körper behaart, Fühler borstenförmig, Galea nie zu einem Rollrüssel ausgebildet, Mundwerkzeuge oft verkümmert oder Oberlippe und Hypopharynx + Labium bilden ein Saugrohr. Kleine bis mittelgroße Insekten (Fig. 224) . . . . . **Trichoptera (383-386)**

7. Das Basalglied des 3-gliedrigen Vordertarsus ist stark vergrößert und enthält eine Spinn-drüse (Fig. 181). Kleine bis mittelgroße Tiere, nicht in Deutschland, in Europa nur im Mittelmeergebiet . . . . . **Embiodea** (318–319)
- Das Basalglied des Vordertarsus nicht vergrößert . . . . . 8
8. Hinterleib mit 2 langen Cerci und meistens einem ebenso langen Schwanzfaden, Flügel breit, dreieckig, Hinterflügel viel kleiner als die Vorderflügel (bei einigen Arten verschwunden). Kopf mit großen Augen, aber kleinen, pfriemenförmigen Fühlern. Kleine bis mittelgroße Tiere (Fig. 176) . . . . . **Ephemeroptera** (309–312)
- Hinterleib ohne Schwanzfaden und mit nur kurzen oder keinen Cerci; sind lange Cerci vorhanden, dann besitzen die Hinterflügel ein großes einfaltbares Analfeld und sind viel breiter als die Vorderflügel . . . . . 9
9. Vorderflügel, meistens auch die Hinterflügel an der Basis mit einer für das Abbrechen vorgebildeten Quernaht. Flügel nur mit Längsadern, selten Queradern zwischen Radiussektor und Costa. Kleine bis mittelgroße, meistens in den Tropen lebende Insekten, in Europa nur im Mittelmeergebiet und Südwest-Frankreich (Fig. 188) **Isoptera** (326)
- Vorder- und Hinterflügel ohne Quernaht an der Basis . . . . . 10
10. Kopf mit einem Stechrüssel auf der Unterseite, außer bei den großen Arten nahe den Vordercoxen, Hinterflügel viel kleiner als die Vorderflügel, Flügelgeäder bei den kleinen Arten bis auf wenige Längsadern reduziert, bei den großen Arten gut entwickelt (Fig. 200, 211, 212). Von den großen Arten (Singzikaden) kommen in Deutschland nur 2 vor, die kleinen Arten (Sternorrhyncha) sind sehr häufig **Homoptera** (344–360)
- Kopf mit beißenden oder (selten) leckend-saugenden Mundwerkzeugen . . . . . 11
11. Kopfkapsel schnabelförmig verlängert (Fig. 230). Bei den in Mitteleuropa häufigen Arten Hinterleibsende des Männchens mit einem an einen Skorpionsstachel erinnernden Kopulationsorgan . . . . . **Mecoptera** (395–398)
- Kopfkapsel nicht schnabelförmig verlängert . . . . . 12
12. Fühler sehr kurz, pfriemenartig, leicht zu übersehen. Kopf sehr beweglich, halbkugelförmig, Flügel netzartig geadert, Vorder- und Hinterflügel etwa gleich lang. Große bis sehr große Tiere (Fig. 178, 179) mit sehr schlankem Hinterleib . **Odonata** (312–316)
- Fühler lang bis sehr lang . . . . . 13
13. Tarsen 2- oder 3-gliedrig . . . . . 17
- Tarsen 5-gliedrig . . . . . 14
14. Flügel mit reich verzweigter Aderung und Queradern zwischen Subcosta und Costa (die nur den sehr kleinen, mit Wachs eingepuderten Coniopterygidae fehlen), Körper weichhäutig . . . . . 15
- Flügel mit oft stark reduzierter Aderung, besonders bei den sehr kleinen Arten (wo-durch diese nicht mit den Coniopterygidae verwechselt werden können, deren Aderung vollständiger ist), ohne Queradern zwischen Subcosta und Costa, Subcosta und Radius treten überhaupt in ihrer Ausbildung stark zurück. Körper stark gepanzert, Hinterleib bei den Symphyta sitzend mit reduziertem ersten Sternum (Fig. 220), bei den Apo-crita der größte Teil des Abdomens durch eine tiefe Einschnürung zwischen dem ersten und zweiten Hinterleibsring (Wespentaille) abgeschnürt, Weibchen mit Lege-röhre, der bei den Aculeata einen Wehrstachel darstellt. Fühler oft gekniet. Win-zige bis sehr große Insekten (Fig. 221, 223) . . . . . **Hymenoptera** (376–383)
15. Mundteile nach vorn gerichtet (prognathe) . . . . . 16
- Mundteile nach unten gerichtet (orthognath), sehr kleine bis große Insekten mit bor-stenförmigen, bei den großen Arten auch mit vorn keulig verdickten Fühlern . . . . . **Planipennia** (361–363)
16. Prothorax stark verlängert (Fig. 213f), mittelgroße Insekten **Raphidioptera** (361–363)
- Prothorax nicht verlängert (Fig. 213d), mittelgroße bis (in den Tropen) sehr große Insekten. Bei uns nur 2 Arten am Wasser . . . . . **Megaloptera** (361–363)
17. Hinterflügel kleiner als die Vorderflügel, ohne einfaltbares Analfeld, Aderung reduziert, Längsadern oft durch Anastomosen miteinander verbunden, Lacinia der Maxille mei-

- felförmig, Tarsen 2- oder 3-gliedrig, weichhäutige kleine bis sehr kleine Insekten (Fig. 192) . . . . . **Copeognatha** (331–334)
- Hinterflügel mit einem einfaltbaren, verbreiterten Analfeld und daher viel breiter als die Vorderflügel, Maxillen normal ausgebildet, Hinterleib oft mit 2 langen, gegliederten Cerci oder nur mit sehr kurzen Cerci, Tarsen 3-gliedrig. Mittelgroße bis große Insekten (Fig. 180) . . . . . **Plecoptera** (316–318)
18. Mundwerkzeuge stechend saugend . . . . . 19
- Mundwerkzeuge kauend . . . . . 20
19. Vorderflügel Halbdecken (Basalteil lederartig fest und pigmentiert, der kleinere Spitzenteil durchsichtig), Stechrüssel an der Spitze des Kopfes eingelenkt (Fig. 197, 199a) (Weitere Unterteilung S. 343), sehr kleine bis mittelgroße Insekten . . **Heteroptera** (343–359)
- Vorderflügel vollständig lederartig, pigmentiert, Stechrüssel auf der Unterseite des Kopfes eingelenkt (Fig. 200a), bei uns meistens sehr kleine bis kleine, in den Tropen auch große bis sehr große Insekten . . . . . **Homoptera** (Auchenorrhyncha, 344–359)
20. Vorderflügel hornige Elytren, ohne Aderung, wohl aber häufig mit Längsrippen und Punktreihen, bisweilen verkürzt; Hinterflügel mit wenig Adern, zusammenfaltbar, mitunter reduziert, Fühler sehr verschieden gestaltet (borstenförmig, keulig, gekämmt, mit Lamellen versehen usw.), Tarsen 5- bis scheinbar 3-gliedrig (Fig. 215, 216, weitere Unterteilung Fig. 217). Winzig kleine bis sehr große Insekten . **Coleoptera** (363–372)
- Vorderflügel lederartig mit Aderung, Hinterflügel breit, mit fächerartig faltbarem Analfeld . . . . . 21
21. Hinterbeine Sprungbeine mit stark entwickelten Hinterschenkeln; Fühler körperlang oder länger (Ensifera) oder viel kürzer als der Körper (Caelifera), Zirporgane, wenn vorhanden, auf den Flügeln (Ensifera) oder auf der Innenseite der Hinterschenkel und den Flügeln oder Abdomenseiten (Caelifera), Gehörorgane in den Vordertibien (Ensifera) oder im ersten Abdominalsegment (Caelifera) (Fig. 182, 183), Vorder- und Hinterflügel oft verkürzt bis fehlend, große bis sehr große Insekten **Saltatoria** (321–325)
- Hinterbeine normale Schreitbeine . . . . . 22
22. Vorderbeine aufrecht getragene, normalerweise nicht zum Schreiten gebrauchte Raubbeine mit verkümmerten Tarsen (Fig. 187). Flügel oft reduziert (Fig. 188), große bis sehr große Insekten, in Mitteleuropa nur 1 Art . . . . . **Mantodea** (326–330)
- Vorderbeine keine Raubbeine, sondern normale Schreitbeine . . . . . 23
23. Cerci zu Zangen umgebildet, die besonders bei den Männchen kräftig entwickelt sind, bei den Weibchen meistens gerade, pinzettenartig; Vorderflügel verkürzt, Hinterflügel fächerförmig zusammengefaltet (Fig. 186a). Mittelgroße Insekten **Dermaptera** (323–325)
- Cerci nicht zangenartig . . . . . 24
24. Körper breit, dorsoventral abgeflacht mit sehr großem, scheibenförmigem Pronotum, das den Kopf überdeckt, Fühler lang, Cerci vielgliedrig, aber kurz, Flügel besonders bei den Weibchen reduziert (Fig. 187). Mittelgroße bis große Insekten . . **Blattodea** (326–329)
- Körper stabförmig, mit stark verlängertem Mesothorax, Beine meistens dünn und lang, Vorderflügel meistens stark verkürzt bis ganz reduziert, Hinterflügel fächerförmig faltbar, das Costalfeld pigmentiert und lederartig, vertritt gleichsam die reduzierten Vorderflügel. Aber auch die Hinterflügel können fehlen. Wenige Arten blattförmig, breit und flach, auch Femur und Tibia verbreitert (Fig. 185), große bis sehr große Tiere . . **Phasmida** (323–325)
25. Vorderflügel gut entwickelt mit einem abgeleiteten Geäder, Hinterflügel Halteren (s. S. 348, Fig. 203e, H und Fig. 204 ♂ Haltere, und S. 405, Fig. 232b, Haltere) . . . 26
- Vorderflügel reduziert und Hinterflügel gut entwickelt oder ebenfalls reduziert siehe bei Coleoptera (Staphylinidae), Phasmida, Dermaptera, Blattodea, Copeognatha, Heteroptera, Homoptera, vereinzelt aber auch in allen Ordnungen mit geflügelten Arten,



- Flügelappen zeigen alle Larven der Hemimetabola, auch sie können nach den Merkmalen der Geflügelten einigermaßen eingeordnet werden, bei den Larven der Dermaptera sind die Cerci noch nicht zangenförmig, für die im Wasser lebenden Larven siehe unter . . . . . 27
26. Kopf mit 2 Paar Augen, Mundwerkzeuge reduziert, Flügel mit einer Gabelader (Radius + Media), Tarsen eingliedrig (Fig. 203e, 204) ... Schildlausmännchen . **Homoptera** (Coccina)
- Kopf mit einem Paar Augen, Mundwerkzeuge verschieden ausgebildet, meistens leckend-saugend oder stechend-saugend, Tarsen 5-gliedrig, Fühler homonom vielgliedrig (Nematocera) oder heteronom 3-gliedrig (Brachycera) (Fig. 232, 235, weitere Untergliederung Fig. 231). Kleine bis mittelgroße Insekten . . . . . **Diptera** (398-407)
27. Kopf mit Fangmaske (Fig. 178f). Weitere Unterteilung S. 313-314 . . . . . **Odonata**
- Kopf ohne Fangmaske . . . . . 28
28. Mundwerkzeuge stechend-saugend (Fig. 197) . **Heteroptera** (Hydrocorisae) (344)
- Mundwerkzeuge kauend . . . . . 29
29. Tarsen mit einer Klaue, Hinterleib in der Regel mit drei langen, homonom gegliederten Schwanzfäden (Cerci + Terminalfaden (bei einigen Arten kann der Terminalfaden fehlen), je ein Paar Tracheenkiemenblättchen an den Seiten der (meist 7) ersten Abdominalsegmenten (Fig. 176a) . . . . . **Ephemeroptera** (309-310)
- Tarsen mit zwei Klauen, Cerci lang und homonom gegliedert, kein Terminalfaden, Tracheenkiemenblättchen, wenn vorhanden, auf der Bauchseite des Thorax oder am Abdomenende, nur selten (bei europäischen Arten nie) an den Seiten des Abdomens . **Plecoptera** (318)
30. Land- oder parasitische Fell- und Gefiederbewohner (414) . . . . . 31
- Wasserbewohner . . . . . 52
31. Landbewohner . . . . . 32
- Parasitische Fell- und Gefiederbewohner (414) . . . . . 56
32. Abdomen mit höchstens 6 Segmenten, die bisweilen auch noch bis auf die beiden letzten miteinander verschmolzen sein können, meistens mit Sprunggabel und Ventraltubus, Mundteile entognath (Fig. 172). Winzige bis kleine Insekten . . **Collembola** (303-305)
- Abdomen mit wenigstens 8, oft mit 9 bis 10 freien Segmenten . . . . . 33
33. Fühler fehlen (Fig. 171), Mundteile entognath. Winzige Insekten . . **Protura** (302-303)
- Fühler vorhanden . . . . . 34
34. Mundwerkzeuge entognath. Fühler lang, homonom gegliedert, Hinterleibssegmente auf der Bauchseite mit Coxalbläschen und Styli, Cerci lang (Campodeidae) oder gedrunen (Projapygidae) und homonom gegliedert oder zangenförmig (Japygidae) (Fig. 170). Kleine bis mittelgroße Insekten . . . . . **Diplura** (300-301)
- Mundwerkzeuge ektognath . . . . . 35
35. Cerci und Terminalfaden lang und homonom gegliedert . . . . . 36
- Cerci kurz oder rückgebildet, Terminalfaden fehlt . . . . . 37
36. Coxen der Mittel- und Hinterbeine mit Styli, auf der Bauchseite der Abdominalsegmente 1-9 Styli und 1-2 Paar Coxalbläschen, Fazettenaugen sehr groß, auf dem Scheitel sich berührend (Fig. 173). Mittelgroße Insekten . . . . . **Archaeognatha** (306-307)
- Coxen der Mittel- und Hinterbeine ohne Styli, Bauchseite der Abdominalsegmente immer ohne Coxalbläschen und die vorderen 6 auch ohne Styli. Augen klein, reduziert (Fig. 174). Mittelgroße Insekten . . . . . **Zygentoma** (307-308)
37. Die Insekten gleichen in ihrem Aussehen einer ungeflügelten Imago, weshalb sie meistens auch nach der Tabelle von Punkt 6 ab bestimmt werden können. Nicht in der Tabelle enthalten sind die ungeflügelten Kasten der **Isoptera** (Fig. 188f, g, 189), die immer nur in großer Anzahl auftreten, meistens mit Ausnahme des Kopfes, gelegentlich auch einiger Skleritspannen des Abdomens weiß oder gelblich weiß sind und in Mitteleuropa normalerweise nicht vorkommen. Sie sind in der Regel größer als flügellose **Copeognatha**, von denen sie sich außerdem auch noch durch den Besitz wenigstens eingliedriger Cerci unterscheiden. Insekten mit stechenden Mundwerkzeugen siehe 38

- Die Insekten sind wurmartig langgestreckt oder gekrümmt von verschiedener Gestalt wie auf Fig. 129 dargestellt . . . . . 40
- 38. Tarsen mit sehr großem, ausbreitbarem Pulvillus (Fig. 195 c), unsymmetrische Mundwerkzeuge, Stechborsten in einem Mundkegel verborgen (Fig. 128 a, 195 c und d) . . . . . **Thysanoptera** (340-342)
- Tarsen ohne solchen Pulvillus, Mundwerkzeuge symmetrisch, einen langen Stechrüssel bildend . . . . . 39
- 39. Stechrüssel an der Spitze des Kopfes eingelenkt (Fig. 197). Nur Larvenstadien (Fig. 127) . . . . . **Heteroptera** (343-359)
- Stechrüssel auf der Ventralseite des Kopfes, oft bis zwischen die Vordercoxen nach hinten verschoben (Fig. 128 b, 199 d, 200 a, 204, 212) . . . . . **Homoptera** (344-359)
- 40. Eu- oder hemicephale Larven (400-401) . . . . . 41
- Acephale Larven (401), ohne Beine, mit zugespitztem, hakenförmige Mundwerkzeuge enthaltendem Vorder- und abgestutztem Hinterende mit Stigmenplatte (Fig. 129 n, 235 e) . . . . . **Diptera** (Cyclorrhapha)
- 41. Hemicephale Larven (401) ohne Beine **Diptera** (Nematocera und Orthorrhapha)
- Eucephale Larven (400) . . . . . 42
- 42. Larven ohne Beine (Maden) . . . . . 43
- Larven mit Beinen . . . . . 46
- 43. Körper gestreckt, meistens schlank . . . . . 44
- Körper etwas eingekrümmt, gedrunken . . . . . 45
- 44. In Erde, Mulm, Abfall, Pilzen usw. lebend, meistens mit dünnen oder kleinen Borsten: **Diptera** (Nematocera) oder in Vogelnestern, Ställen und auf Schlafplätzen von Tieren: **Siphonaptera**. Letztere mit kräftigen Borsten, rollen sich bei Störung zusammen (Fig. 237 a) (409)
- Minierend in Holz, Stengeln, Blättern oder unter der Rinde, oft mit Kriechwülsten auf den Segmenten . . . . . **Coleoptera**
- 45. In von den Muttertieren erbauten Nestern oder Brutzellen oder an bzw. in anderen Insektenlarven lebend (Fig. 129 m) . . . . . **Hymenoptera** (Apocrita) (383)
- In Blattminen, Stengeln oder Pflanzengallen **Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera** (495)
- 46. Auch am Abdomen mit Beinen . . . . . 47
- Abdomen ohne Beine . . . . . 49
- 47. Abdominalbeine mit Hakenkränzen auf der Lauffläche (Fig. 225, 226, 227) . . . . . **Lepidoptera** (388)
- Abdominalbeine ohne Hakenkränze . . . . . 48
- 48. Kopf beiderseits mit nur je einer Ozele . . . . . **Hymenoptera** (Symphyta, 383)
- Kopf beiderseits mit mehreren Ozellen. Abdominalbeine stummelförmig, vorstülpbare Pygidialeinrichtung (Fig. 230) . . . . . **Mecoptera** (395)
- 49. Die mit den Maxillen zusammen ein Saugrohr bildenden Mandibeln zangenförmig (Fig. 129 i, 213 c, 240 a) . . . . . **Planipennia**
- Mandibeln normal kauend oder allein eine Saugzange bildend . . . . . 50
- 50. Larven in einem Gespinst (meistens gesellschaftlich) lebend, mit mehrgliedrigen Fühlern und Cerci . . . . . **Hymenoptera** (Pamphilidae)
- Larven nicht in einem Gespinst lebend . . . . . 51
- 51. Endophytisch lebende Larven, Brustbeine, mit einer oder keiner, nie mit 2 Klauen, oft etwas reduziert. Wegen gleicher Lebensweise einander sehr ähnliche Larven von **Coleoptera, Hymenoptera und Lepidoptera**
- Nicht endophytisch lebende Larven mit 0 bis 2 Klauen an den Brustbeinen, engerlingartig gekrümmt (Fig. 129 h, 217) oder langgestreckt mit Urogomphi oder Dornen am Abdomenende, oder Abdomenende unbewehrt mit Pygopodium (Fig. 214, 217) . . . . . **Coleoptera** (364-365)

Davon unterscheiden sich die Larven der **Raphidioptera** durch einen stärker skleroti-

- sierten und verlängerten Prothorax mit prognathem Kopf und 2 Klauen an jedem Brustbein (Fig. 213b)
52. Larven mit Atemrohr am Hinterende . . . . . 53  
 – Larven ohne Atemrohr, mit oder ohne Kiemen . . . . . 54
53. Larven ohne Beine (Fig. 233a) . . . . . **Diptera**  
 – Larven mit Brustbeinen . . . . . **Coleoptera**
54. Mit paarigen, beinartig gegliederten Kiemen an den Seiten des Abdomens (Fig. 213a) **Megaloptera**  
 – Mit schlauchförmigen Kiemen oder ganz ohne solche . . . . . 55
55. Raupenförmige Larven mit großen Brustbeinen und haken- oder beinförmigen Pygopodien, mit oder ohne Kiemenschläuche an den Abdominalsegmenten, in aus Fremdkörpern bestehenden Gehäusen, dann meistens mit 3 Stemmzapfen am 1. Abdominalsegment, oder freilebend hinter einem gesponnenen Fangnetz (Fig. 224a) . . . . . **Trichoptera** (385)  
 – Beinlose Larven, mit oder ohne Kiemenschläuchen am Abdomenende (Fig. 232) . . . . **Diptera**
56. Körper stark seitlich zusammengedrückt mit stechenden Mundwerkzeugen und großen als Springbeine ausgebildeten Hinterbeinen (Fig. 237) . . . **Siphonaptera** (407–411)  
 – Körper dorsoventral abgeflacht . . . . . 57
57. Mit beißenden Mundwerkzeugen . . . . . 58  
 – Mit stechenden Mundwerkzeugen . . . . . 59
58. Auf Vögeln . . . . . **Phthiraptera** (Amblycera und Ischnocera, 334–337)  
 – Auf Säugetieren (Fig. 193): **Phthiraptera** (Amblycera und Ischnocera, auf Elefanten (Fig. 194a) **Rhynchophthirina**), **Coleoptera** (auf dem Biber, Fig. 138c *Platypsyllus castoris*), **Dermaptera** (auf der Hamsterratte in Afrika, Fig. 186c, *Hemimerus*, 323, und auf der Halsbandfledermaus in Malaya, Fig. 186b, *Arixenia*)
59. Mundwerkzeuge in der Kopfkapsel liegend, aus einem Mundhügel herauskommend (Fig. 194e und 138b), mit großen Klammerbeinen. Nur auf Säugetieren und dem Menschen . . . . . **Phthiraptera** (Anoplura, 337)  
 – Mundwerkzeuge einen Stechrüssel bildend . . . . . 60
60. Spinnenähnliche Insekten mit langen, seitlich weit ausladenden Beinen und kleinem, oft auf dem Rücken des Thorax sitzendem Kopf. **Diptera** (415) (nur auf Fledermäusen Fig. 236a, b) und auf Huftieren Hippoboscidae)  
 – Langgestreckte Insekten mit kürzeren Beinen. Nur in den Tropen auf Fledermäusen (Fig. 238) . . . . . **Heteroptera** (Polyctenidae, 415)

### 3. Verzeichnis der deutschen und wissenschaftlichen Namen

der Arten, Gattungen und höheren Kategorien der Insekten und anderen im Buch genannten Tieren mit Angabe ihrer Einordnung in das System.

Die Seitenhinweise finden sich nur bei den wissenschaftlichen Namen, auch wenn im Buch nur die deutschen Namen genannt sind. Es wird daher zuerst ein Verzeichnis der deutschen Namen mit Hinweis auf die wissenschaftlichen Namen gegeben.

#### a] Verzeichnis der deutschen Insektennamen

Maßgebend für die Wahl der deutschen Namen ist SCHMIDT, G., 1970: Die deutschen Namen wichtiger Arthropoden. – Mitt. Biol. Bundesanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft Berlin-Dahlem Heft 137, 222 S., Berlin (P. PAREY).

Aaskäfer s. *Silpha*, Silphidae  
 Affenläuse s. *Pediculidae*  
 Aleurodinen s. *Aleyrodidae*, Aleyrodina  
 Amazonenameisen s. *Polyergus*

Ameisen s. *Formicoidea*  
 Ameisenlöwe s. *Euroleon*, *Myrmeleon*,  
 Myrmeleonidae  
 Ampfereule s. *Pharetra rumicis*



Apfelblütenstecher s. *Anthonomus pomorum*  
Apfelwickler s. *Laspeyresia pomonella*  
Asselspinner s. Cochliidae, Cochliidoidea  
Augenspinner s. Saturniidae  
Aurorafalter s. *Euchloë*

Bärenspinner s. Arctiidae  
Baumläuse s. Lachnidae  
Baumwanzen s. Pentatomidae  
Baumweißling s. *Aporia crataegi*  
Beintastler s. Protura  
Bettwanze s. *Cimex lectularius*  
Biberfloh s. *Platypsyllus*  
Biene(n) s. *Apis*, Apidae, Apoidea  
Bienen, stachellose s. Meliponini  
Bienenameisen s. Mutillidae  
Bienenläuse s. Braulidae  
Bläulinge s. Lycaenidae  
Blasenfüßer s. Thysanoptera  
Blaskäfer s. Meloidae  
Blasenläuse s. Pemphigidae  
Blattflöhe s. Psyllina  
Blatthornkäfer s. Scarabaeidae  
Blattläuse s. Aphidina  
Blatlausschlupfwespen s. Aphidiidae  
Blattrandkäfer s. *Sitona lineata*  
Blattschneiderameise s. *Atta*  
Blattschneiderbienen s. Megachilidae  
Blattwespen s. Tenthredinidae  
Blindwanzen s. Miridae  
Blütenkäfer s. *Anthrenus*  
Blumenfliegen s. Anthomyiidae  
Blutlaus s. *Eriosoma lanigerum*  
Blutströpfchen s. Zygaenidae  
Bockkäfer s. Cerambycidae  
Bodenläuse s. Zoraptera  
Bohnenblattlaus s. *Aphis fabae*  
Bohrfliegen s. Trypetidae  
Bombadierkäfer s. Brachynini  
Borkenkäfer s. Scolytidae  
Borstnläuse s. Chaitophoridae  
Borstenschwänze s. Thysanura  
Brakwespen s. Braconidae  
Breitrüßler s. Anthribiidae (besser Maulrüß-  
ler, da Verwechslung mit *Otiorrhynchus*  
möglich)  
Bremsen s. Tabanidae  
Buchenspringrüßler s. *Rhynchaenus fagi*  
Buckelfliegen s. Phoridae  
Buckelwanzen s. Plataspidae  
Buckelzirpen s. Membracidae  
Bücherlaus s. *Liposcelis*  
Bürstenhornblattwespen s. Argidae  
Buntkäfer s. Cleridae

Buschhornblattwespen s. Diprionidae

Dasselfliege(n) s. *Hypoderma*, Oestridae  
Deckelschildläuse s. Diaspididae  
Dickkopffliegen s. Conopidae  
Diebkäfer s. Ptinidae  
Dolchwespen s. Scoliidae  
Doppelschwänze s. Diplura  
Drahtwurm s. Elateridae (Larven)  
Drüsenameisen s. Dolichoderidae  
Dukatenfalter s. *Heodes virgaureae*  
Dungkäfer s. Aphodiinae  
Dungmücke s. *Scatopse notata*  
Dunkelkäfer s. Tenebrionidae

Ebereschenmotte s. *Argyresthia conjugella*  
Eichenbock s. *Cerambyx cerdo*  
Eichenspinner s. *Lasiocampa quercus*  
Eichenwickler s. *Tortrix viridana*  
Eichenzwerglaus s. *Phylloxera*  
Eintagsfliegen s. Ephemeroptera  
Eintagsflügler s. Ephemeroptera  
Elefantenlaus s. *Haematomyzus elephantis*  
Erdferkellaus s. *Hybophthirus notophallus*  
Erdflöhe s. Halticinae  
Erdwanzen s. Cydnidae  
Ernteameise s. Messor  
Erzwespen s. Chalcidoidea, Chalcididae  
Eulen s. Noctuidae

Fächerflügler s. Strepsiptera  
Fächerkäfer s. Rhipiphoridae  
Faltenwespen s. Vespidae  
Fanghafte s. Mantispidae  
Fangheuschrecken s. Mantidae, Mantodea  
Federlinge s. Mallophaga  
Federmotten s. Pterophoridae  
Feigenwespe(n) s. *Blastophaga psenes*,  
Agaonidae  
Feldgrille s. *Gryllus campestris*  
Feldheuschrecken s. Acrididae  
Feldmaikäfer s. *Melolontha melolontha*  
Felsenspringer s. Archaeognatha  
Fenstermücken s. Anisopodidae  
Feuerkäfer s. Pyrochroidae  
Feuerwanze(n) s. *Pyrhocoris apterus*, Pyr-  
rhocoridae  
Fichtenwickler s. *Epiblema tedella*  
Fichtentriebwickler s. *Cacoecia bistrionana*  
Filzlaus s. *Pthirus pubis*  
Fischchen s. Zygentoma  
Fleckenfalter s. Nymphalidae  
Fledermausflöhe s. Ischnopsyllidae  
Fledermauswanzen s. Polyctenidae

- Fleischfliege s. *Sarcophaga*  
 Fliegen s. Brachycera  
 -, Weiße s. Aleyrodidae, Aleyrodina  
 Flöhe s. Siphonaptera  
 Florfliege(n) s. *Chrysopa*, Chrysopidae  
 Floreule s. *Panolis flammea*  
 Fransenflügler s. Thysanoptera  
 Freikiefler s. Ektognatha  
 Frostspanner sind verschiedene Geometridenarten, besonders *Cheimatobia* und *Erannis* 268, 281, 392  
  
 Gallmücken s. Cecidomyiidae  
 Gallwespen s. Cynipinae, Cynipidae  
 Geistchen s. Orneodidae  
 Geradflügler s. Orthopteroidea  
 Gespinstblattwespen s. Pamphiliidae  
 Gespinstmotten s. Hyponomeutidae  
 Gewächshausheuschrecke s. *Tachycines asynamorus*  
 Glanzkäfer s. Nitidulidae  
 Gliederfüßer s. Arthropoda  
 Glucken s. Lasiocampidae  
 Goldafter s. *Euproctis chrysorrhoea*  
 Goldeule s. *Plusia*  
 Goldwespen s. Chrysididae  
 Gottesanbeterinnen s. Mantodea  
 Grabwespen s. Sphecidae  
 Grillen s. Gryllidae  
 Großschmetterlinge s. Macrolepidoptera  
  
 Haarlinge s. Mallophaga  
 Haarmücken s. Bibionidae  
 Hafte s. Planipennia  
 Hakenkäfer s. Dryopidae  
 Halmfliegen s. Chloropidae  
 Halmwespen s. Cephidae  
 Hausbockkäfer s. *Hylotrupes bajulus*  
 Hausmausfloh s. *Leptopsylla segnis*  
 Hausstechmücke, Tropische s. *Culex pipiens fatigans*  
 Hautflügler s. Hymenoptera  
 Heerwurm s. *Sciara militaris* (Larven)  
 Heimchen s. *Acheta domesticus*  
 Heu- und Sauerwurm s. Traubenwickler  
 Himbeerkäfer s. Byturidae  
 Hirschkäfer s. *Lucanus cervus*, Lucanidae  
 Holzbohrkäfer s. Bostrychidae  
 Holzwespen s. Siricidae  
 Holzwurm s. *Anobium punctatum*  
 Honigameise s. *Melophorus bagoti*  
 Honigbiene s. *Apis mellifera*  
 Hummeln s. Bombini  
 Hundefloh s. *Ctenocephalides canis*  
  
 Hungerwespen s. Evaniidae  
  
 Igelfloh s. *Archaeopsylla erinacei*  
  
 Japankäfer s. *Popilla japonica*  
  
 Käfer s. Coleoptera  
 Käsefliegen s. Piophilidae  
 Kaisermantel s. *Argynnis paphia*  
 Kamelhalsfliegen s. Raphidioptera  
 Kaninchenfloh s. *Spilopsyllus cuniculi*  
 Kartoffelkäfer s. *Leptinotarsa decemlineata*  
 Katzenfloh s. *Ctenocephalides felis*  
 Kiefernswärmer s. *Hyloicus pinastri*  
 Kiefernspanner s. *Bupalus pinarius*  
 Kiefernspinner s. *Dendrolimus pini*  
 Kirschfliege s. *Rhagoletis cerasi*  
 Kleiderlaus s. *Pediculus humanus humanus*  
 Kleidermotte s. *Tineola bisselliella*  
 Kleinschmetterlinge s. Microlepidoptera  
 Klopfkäfer s. Anobiidae  
 Knopfhornblattwespen s. Cimbicidae  
 Knotenameisen s. Myrmicidae  
 Köcherfliegen s. Trichoptera  
 Kohlwanze s. *Eurydema oleracea*  
 Kohlweißling s. *Pieris brassicae*  
 Kolbenwasserkäfer s. Hydrophilidae  
 Kopflaus s. *Pediculus humanus capitis*  
 Kornkäfer s. *Sitophilus granarius*  
 Koschenillelaus, Mexikanische s. *Dactylopius coccus*  
 -, Polnische s. *Porphyrophora polonica*  
 Kriebelmücken s. Simuliidae  
 Küchenschabe s. *Blatta orientalis*  
 Kurzflügler s. Staphylinidae  
  
 Lackschildlaus s. *Tachardia laccifera*  
 Landkärtchen s. *Araschnia levana*  
 Landwanzen s. Geocorisae  
 Langbeinfliegen s. Dolichopodidae  
 Langkäfer s. Brentidae  
 Laubheuschrecken s. Tettigoniidae  
 Laufkäfer s. Carabidae  
 Lausfliegen s. Pupipara  
 Lederwanzen s. Coreidae  
 Legestachelwespen s. Terebrantes  
 Leuchtkäfer s. Lampyrinae  
 Libellen s. Odonata  
  
 Magenbremse(n) s. *Gasterophilus*, Gasterophilidae  
 Magenfliegen s. Gasterophilidae  
 Maikäfer s. *Melolontha*  
 Maiszünsler s. *Ostrinia nubilalis*

- Marienkäfer s. Coccinellidae  
 Maskenläuse s. Thelaxidae  
 Maulbeerseidenspinner, Chinesischer s.  
*Bombyx mori*  
 Maulkäfer s. Anthribidae  
 Maulwurfsfloh s. *Hystrichopsylla talpae*  
 Maulwurfsgrille(n) s. *Gryllotalpa*, Gryllo-  
 talpidae  
 Mehlkäfer, s. *Tenebrio molitor*  
 Mehlmotte s. *Ephestia kuehniella*  
 Menschenfloh s. *Pulex irritans*  
 Menschenläuse s. Pediculidae  
 Messingkäfer s. *Niptus hololeucus*  
 Minierfliegen s. Agromyzidae  
 Mistkäfer s. *Geotrupes*  
 Moderkäfer s. Lathridiidae  
 Mottenschildläuse s. Aleyrodina, Aleyrodi-  
 dae  
 Mücken s. Nematocera  
 Mulmbock s. *Ergates faber*  
 Nachtpfauenaugen s. Saturniidae  
 Nagekäfer s. Anobiidae  
 Napfschildläuse s. Lecaniidae  
 Nelkenwickler s. *Cacoeconomorpha pronu-  
 bana*  
 Netzflügler s. Planipennia  
 Netzmücken s. Blepharoceridae  
 Nonne s. *Lymantria monacha*  
 Obstmade s. *Laspeyresia pomonella*  
 Ohrwürmer s. Dermaptera  
 Ohrwurm s. *Forficula auricularia*  
 Palpenkäfer s. Pselaphidae  
 Pelzkäfer s. *Attagenus pelli*  
 Pestfloh s. *Xenopsylla cheopis*  
 Petroleumfliege s. *Psilopa petrolei*  
 Pflanzenläuse s. Sternorrhyncha  
 Pflanzensauger s. Homoptera  
 Pflanzenwespen s. Symphyta  
 Pflaumensägewespe s. *Hoplocampa*  
 Pflaumenwickler s. *Grapholitha funebrana*  
 Pharaoameise s. *Monomorium pharaonis*  
 Pillendreher s. *Scarabaeus*  
 Pillenkäfer s. Byrrhidae  
 Pilzmücken s. Mycetophilidae  
 Prachtkäfer s. Buprestidae  
 Prozessionsspinner s. *Thaumetopoea*  
 Rachenbremse s. *Cephenomyia*  
 Randwanzen s. Coreidae  
 Rapsglanzkäfer s. *Meligethes aeneus*  
 Raubfliegen s. Asilidae  
 Raubwanzen s. Reduviidae  
 Raupenfliegen s. Tachinidae  
 Reblaus s. *Viteus vitifolii*  
 Rehlausfliege s. *Lipoptena cervi*  
 Reiskäfer s. *Sitophilus oryzae*  
 Rindenläuse s. Lachnidae (und Copeo-  
 gnatha)  
 Rindenwanzen s. Aradidae  
 Ringelspinner s. *Malacosoma neustria*  
 Ritter s. Papilionidae  
 Röhrenläuse s. Aphididae  
 Röhrenschildläuse s. Ortheziidae  
 Rosenkäfer s. Cetoniinae  
 Ruderwanzen s. Corixidae  
 Rübenwanze s. *Piesma quadrata*  
 Rückenschwimmer s. *Notonecta*, Notonec-  
 tidae  
 Rüsselkäfer s. Curculionidae  
 Rundköpfe s. Cicadiformes  
 Sackkiefler s. Entognatha  
 Sägehornbienen s. Melittidae  
 Säugetierläuse s. Anoplura  
 Salzfliege s. *Ephydra riparia*  
 Samenkäfer s. Bruchidae  
 Sandbienen s. Andrenidae  
 Sandfloh s. *Tunga penetrans*  
 Sandlaufkäfer s. Cicindelidae  
 Sandwespen s. Sphecidae  
 San-José-Schildlaus s. *Quadraspidiotus per-  
 niciosus*  
 Schabe, Amerikanische s. *Periplaneta ameri-  
 cana*  
 -, Deutsche s. *Blattella germanica*  
 -, Orientalische s. *Blatta orientalis*  
 Schaben s. Blattodea  
 Schachbrettfalter s. *Agapetes galathea*  
 Schaflausfliege s. *Melophagus ovinus*  
 Schaumzikade(n) s. *Philaenus spumarius*,  
 Cercopidae  
 Scheckenfalter s. Nymphalidae  
 Scheibenbock s. *Phymatodes*  
 Schildkäfer s. *Cassida*  
 Schildläuse s. Coccina  
 Schildwanzen s. Scutelleridae  
 Schimmelkäfer s. Cryptophagidae  
 Schlammfliegen s. Megaloptera  
 Schlankjungfern s. Coenagrionoidea  
 Schmalbienen s. Halictidae  
 Schmeißfliege s. Calliphora  
 Schmetterlinge s. Lepidoptera  
 Schmetterlingshafte s. Ascalaphidae  
 Schmetterlingsmücken s. Psychodidae  
 Schnabelhafte s. Mecoptera  
 Schnarrheuschrecken s. Oedipodinae



- Schnellkäfer s. Elateridae  
 Schnepfenfliegen s. Rhagionidae  
 Schrecken s. Saltatoria  
 Schuppenameisen s. Formicidae  
 Schwärmer s. Phingidae  
 Schwammspinner s. *Lymantria dispar*  
 Schwarzkäfer s. Tenebrionidae  
 Schwebfliegen s. Syrphidae  
 Schwimmkäfer s. Dytiscidae  
 Schwimmwanzen s. Naucoridae  
 Segelfalter s. *Iphiclides podalirius*  
 Seidenbienen s. Colletidae  
 Seidenspinner s. Bombycidae  
 Seleriefleie s. *Philophylla heraclei*  
 Sichelspinner s. Drepanidae  
 Sichelwanzen s. Nabidae  
 Singzikaden s. Cicadidae  
 Skorpionsfliegen s. Mecoptera, Panorpidae  
 Spanische Fliege s. *Lytta vesicatoria*  
 Spanner s. Geometridae  
 Speckkäfer s. *Dermestes*, Dermestidae  
 Speichermotten s. *Ephestia*  
 Spinnennameisen s. Mutillidae  
 Spitzköpfe s. Fulgoriformes  
 Splintholzkäfer s. *Lyctus*, Lyctidae  
 Springschwänze s. Collembola  
 Stachelameisen s. Poneridae  
 Stachelbeerspanner s. *Abraxas grossulariata*  
 Stachelkäfer s. Mordellidae  
 Stachelwespen s. Aculeata  
 Staubläuse s. Copeognatha  
 Stechfliege s. *Stomoxys*  
 Stechmücken s. Culicidae  
 Steinfliegen s. Plecoptera  
 Stilettfliegen s. Therevidae  
 Stubenfliege s. *Musca domestica*  
 Stutzkäfer s. Histeridae
- Tachinen s. Tachinidae  
 Tagfalter s. Rhopalocera  
 Tannenläuse s. Adelgidae  
 Tanzfliegen s. Empididae  
 Taufliegen s. Drosophilidae  
 Taumelkäfer s. Gyrinidae  
 Teppichkäfer s. *Anthrenus scrophulariae*  
 Termiten s. Isoptera  
 Termitenwanze s. Termitaphis  
 Teufelsblume s. *Idolomantis diabolica*  
 Thripse s. Thysanoptera  
 Tierläuse s. Phthiraptera  
 Totengräber s. Necrophorus  
 Totenkopf s. *Acherontia atropos*  
 Totenuhr s. *Xestobium rufovillosum*  
 Trägschneider s. Lymantriidae
- Traubenwickler s. *Eupoecilia ambiguella*  
 und *Lobesia botrana*  
 Trauermücken s. Sciaridae  
 Treiberameisen s. Dorylidae  
 Trichterwickler s. *Deporaus betulae*  
 Tsetsefliege(n) s. *Glossina*, Glossinidae
- Urinsekten s. Apterygota
- Vogelfloh s. *Ceratophyllus*  
 Vogellausfliege s. *Ornithomyia*
- Waffenfliegen s. Stratiomyidae  
 Waldameise, Rote s. *Formica polyctena*  
 Wanderameisen s. Dorylidae  
 Wanderheuschrecken ist ein ökologischer,  
 kein taxonomischer Begriff, daher siehe  
 Sachregister
- Wanzen s. Heteroptera  
 Wasserläufer s. Gerridae  
 Wasserskorpione s. Nepidae  
 Wassertreter s. Haliplidae  
 Wasserwanzen s. Hydrocorisae  
 Weberameisen s. *Oenophylla smaragdina*  
 Wegwespen s. Pompilidae  
 Weichkäfer s. Cantharidae  
 Weinhähnchen s. *Oecanthus pellucens*  
 Weißling(e) s. *Pieris*, Pieridae  
 Werftkäfer s. Lymexylonidae  
 Wespen s. Vespidae  
 Wickler s. Tortricidae  
 Widderchen s. Zygaenidae  
 Wiesenschnacke s. *Tipula cizeki*  
 Winterhafte s. Boreidae  
 Wollschweber s. Bombyliidae  
 Wüsteheuschrecke s. *Schistocerca gregaria*  
 Wurmlöwe s. *Vermileo vermileo*  
 Wurzelbohrer s. Haplidae
- Zahnspinner s. Notodontidae  
 Zierläuse s. Callaphididae  
 Zikaden s. Auchenorrhyncha, Cicadina  
 Zirpen s. Cicadina  
 Zitronenfalter s. *Gonepteryx rhamni*  
 Zuckerkäfer s. Passalidae  
 Zuckmücken s. Chironomidae  
 Zünsler s. Pyralidae  
 Zweiflügler s. Diptera  
 Zweipunkt-Marienkäfer s. *Adalia bipunctata*  
 Zwergkäfer s. Ptilidae  
 Zwergläuse s. Phylloxeridae  
 Zwergwespen s. Mymaridae  
 Zwergzikade s. *Euscelis*

## b) Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen mit Angabe ihrer Einordnung in das System

Bei den wissenschaftlichen Namen werden die Autoren und Jahreszahlen der Veröffentlichung angegeben, in der sie zuerst genannt wurden (s. S. 292).

Maßgebend für die Verwendung der wissenschaftlichen Namen sind die Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur, deren erste offizielle Ausgabe 1905 in dreisprachiger Fassung (deutsch, englisch, französisch) erschienen ist, nachdem der Text auf dem V. Internationalen Kongreß für Zoologie (1901 in Berlin) genehmigt worden war. Auf allen folgenden Kongressen wurden Änderungen und Erweiterungen der Regeln beschlossen, bis schließlich eine vollständige Neufassung nötig war, die auf dem XV. Internationalen Kongreß für Zoologie (1958 in London) genehmigt wurde. Davon sind auch wieder in drei Sprachen offizielle Texte erschienen, die französische und englische Ausgabe am 9. November 1961 und die deutsche am 16. Februar 1962, die auf dem XVI. Internationalen Kongreß (1963 in Washington) anerkannt wurde. Ihr Titel lautet (etwas gekürzt): «Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, beschlossen vom XV. Internationalen Kongress für Zoologie. Deutscher Text ausgearbeitet von O.KRAUS. Herausgegeben durch die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft Frankfurt am Main 1962». Abweichungen von diesen Regeln können nach einem langwierigen Verfahren durch die «Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur» (IKZN) beschlossen werden.

In jeder wissenschaftlichen zoologischen Arbeit aus allen Disziplinen sollte bei Nennung der Tiere immer zu den wissenschaftlichen Gattungs- und Artnamen auch der Autor (ausgeschrieben) hinzugesetzt werden, um durch nomenklatorische Synonymie bedingte Verwechslungen zu vermeiden. Auch ist es empfehlenswert im Titel jeder Arbeit die Ordnung und Familie anzugeben, in die das oder die behandelten Tiere gehören.

Für häufiger vorkommende Ordnungen werden die folgenden Abkürzungen benutzt:  
Blatt. = Blattodea, Col. = Coleoptera, Cop. = Copeognatha, Dipt. = Diptera, Ephem. = Ephemeroptera, Het. = Heteroptera, Hom. = Homoptera, Hym. = Hymenoptera, Lep. = Lepidoptera, Mant. = Mantodea, Odon. = Odonata, Plec. = Plecoptera, Phasm. = Phasmida, Salt. = Saltatoria, Siph. = Siphonaptera.

*Abraxas* LEACH, 1815 [Lep., Geometridae]

– *grossulariata* (LINNAEUS, 1758), Stachelbeerspanner – 247

*Acalyptratae* – 398

*Acanthocephala*, Kratzer [Klasse der Nemathelminthes, Rund- oder Schlauchwürmer. Die

Arten ihrer Ordnung Archiacanthocephala leben erwachsen im Dünndarm von Landwirbeltieren, ihre Hakenlarve (*Acanthor*) in der Leibeshöhle von Insekten. Es sind darmlose Würmer, deren Vorderkörper einen hakentragenden, ausstülpbaren Rüssel darstellt]

– 487

*Acantholyda* COSTA, 1894 [Hym., Symphyta, Pamphiliidae]

– *erythrocephala* (LINNAEUS, 1758), Stahlblaue Kiefernsehens-Gespinstblattwespe – 450

*Acanthops* SERVILLE, 1831 [Mant., Hymenopodidae] – 264\*

*Acentropus* CURTIS, 1834 [Lep., Pyralidae]

– *niveus* (OLIVIER, 1791) – 387

*Acercaria* – 296, 330

*Acerentomidae*, *Acerentomoidea* – 302, 303

*Acerentomon* SILVESTRI, 1907 [Protura, *Acerentomidae*] – 303

*Acherontia* LASPEYRES, 1809 [Lep., Sphingidae]

– *atropos* (LINNAEUS, 1758), Totenkopffalter – 79

*Acheta* FABRICIUS, 1775 [Salt., Ensifera, Gryllidae]

– *domesticus* (LINNAEUS, 1758) (*Acheta* ist nach der IKZN maskulin) – 158, 321\*, 449

*Achias* FABRICIUS, 1805 [Dipt. Platystomidae]

– *oculatus* FABRICIUS, 1805 – 406\*

Acrididae, Feldheuschrecken – 48, 71, 72, 154, 167, 321, 323, 324  
 Aculeata, Stachelwespen – 376, 378, 379\*, 381, 382  
*Adalia* MULSANT, 1851 [Col., Coccinellidae]  
 – *bipunctata* (LINNAEUS, 1758) – 34, 434\*, 435, 467, 533  
 – *ab. sexpustulata* (LINNAEUS, 1758) – 434\*  
 Adelgidae, Tannenläuse – 345, 348, 350, 357, 359, 502, 516  
 Adelidae [Lep., Incurvarioidea], Langhornmotten – 391  
 Adephega – 364, 366\*, 367\*, 368, 369\*, 370, 371, 372  
*Adesmia* FISCHER DE WALDHEIM, 1822 [Col., Tenebrionidae]  
 – *metallica* KLUG, 1830 – 423  
*Aedes* MEIGEN, 1818 [Dipt., Culicidae] – 117, 223, 401\*, 448, 534, 539  
 – *aegypti* (LINNAEUS, 1758) – 524  
 – *detritus* HALIDAY, 1833 – 448, 515  
 Aegeriidae = Sesiidae – 387, 512  
*Aegiale* C. & R. FELDER, 1860 (= *Acentrocne* SCUDDER, 1875) [Lep., Hesperidae]  
 – *hesperiaria* (WALKER, 1856) – 493  
 Aeolothripidae – 340  
 Aequipalpia – 383  
 Aes(c)hniidae – 32, 312, 315, 316  
*Aes(c)hna* FABRICIUS, 1775 [Odon., Aeschnidae] – 74  
 Agaonidae, Feigenwespen – 376, 380, 505  
*Agapetes* BILLBERG, 1820 [Lep., Satyridae]  
 – *galathea* (LINNAEUS, 1758), Schachbrettfalter – 30  
*Aglais* DALMAN, 1816 (= *Vanessa* auct.) [Lep., Nymphalidae]  
 – *urticae* (LINNAEUS, 1758), Kleiner Fuchs – 23\*  
*Aglaia* OCHSENHEIMER, 1810 [Lep., Saturniidae]  
 – *tau* (LINNAEUS, 1758), Nagelfleck – 27\*  
 Aglostomoptera – 387  
*Agrion* LEACH, 1815 s. *Coenagrion*  
 Agromyzidae, Minierfliegen – 398, 495  
*Agriotes* ESCHSCHOLTZ, 1829 [Col., Elateridae] – 441  
*Aleochara* GRAVENHORST, 1802 [Col., Staphylinidae]  
 – *curtula* (GOEZE, 1777) – 221, 222\*  
 Aleocharinae [Col., Staphylinidae] – 221, 222\*  
*Aleurochiton* TULLGEN, 1907 [Hom., Aleyrodina]  
 – *complanatus* (BAERENSprung, 1849) – 516, 517\*  
 Aleyrodina, Aleyrodinen, Mottenschildläuse – 30, 85, 192, 201, 232, 242, 296, 344, 347, 348\*,  
 349, 350, 354, 356, 357, 422, 460, 509  
*Allonarcys* NEEDHAM & CLAASEN, 1925 [Plec., Pteronarcidae]  
 – *proteus* (NEWMAN) – 180, 184, 185, 190\*, 194  
 Amblycera – 334, 335\*, 337–340, 415  
*Amicroplus* FÖRSTER, 1862 [Hym., Braconidae] – 262  
*Amitermes* SILVESTRI, 1901 [Isopt., Termitidae, Amitermitinae]  
 – *herbertensis* MjöBERG, 1920 – 478  
 – *meridionalis* (FROGGATT, 1897) – 430  
 Amoebina [Protozoa, Rhizopoda, deren Protoplasma für Bewegung und Nahrungsaufnahme ständig sich ändernde Fortsätze bildet], Wechseltierchen – 487  
 Amorphoscelididae – 326  
 Amphibiocorisae – 343, 345  
 Amphibiotica – 309  
 Amphientometae – 331  
 Amphientomidae – 331  
 Amphiesmenoptera – 296  
*Anajapyx* SILVESTRI, 1903 [Diplura, Projapygidae] – 301\*



*Anaphe* WALKER, 1855 [Lep., Notodontidae, Thaumetopocinae] – 540  
*Anasa* AMYOT & SERVILE, 1830 [Het., Coreidae]  
– *tristis* AMYOT & SERVILE, 1830 – 30  
Andrenidae, Sandbienen – 376  
*Andricus* HARTIG, 1840 [Hym., Cynipidae]  
– *quercuscalicis* (BURGSDORF, 1783) – 501\*  
*Androctenus* JORDAN, 1912 [Het. Polycetenidae]  
– *horvathi* JORDAN, 1912 – 414\*  
*Anergates* FOREL, 1874 [Hym., Formicoidea, Myrmicidae] – 477, 486  
*Anisolabis* FIEBER, 1853 [Dermapt., Carciniphoridae POPHAM, 1965] – 325  
Anisopodidae – 398  
Anisoptera – 75, 312, 313\*, 315, 316  
Anisozygoptera – 312, 315  
Annelida, Ringel- oder Gliederwürmer – 52  
Anobiidae, Klopff- oder Nagekäfer – 364, 455, 544  
*Anobium* FABRICIUS, 1775 [Col., Anobiidae]  
– *punctatum* (DE GEER, 1774), Holzwurm – 452  
*Anomala* SAMOUELLE, 1819 [Col. Scarabaeidae, Rutelinae]  
– *aenea* (DE GEER, 1774) – 199\*  
*Anopheles* MEIGEN, 1818 [Dipt., Nematocera, Culicidae], Fiebermücke – 74, 461, 524, 544  
– *bifurcatus* MEIGEN, 1818 – 524  
– *maculipennis* MEIGEN, 1818 – 524  
Anoplura, Säugetierläuse – 110, 198, 334, 336\*, 340, 415, 416, 508, 509, 541  
*Antheraea* HÜBNER, 1819 [Lep., Saturniidae] – 540  
Anthocoridae, Blumenwanzen – 273, 343, 345, 347, 416  
Anthomyiidae, Blumenfliegen – 398  
*Anthonomus* GERMAR, 1817 [Col., Curculionidae] – 219\*  
– *pomorum* (LINNAEUS, 1758), Apfelblütenstecher – 502, 516  
*Anthrenus* GEOFFROY, 1762 [Col., Dermestidae], Blütenkäfer – 225, 456  
– *fasciatus* HERBST, 1797 – 23  
– *scrophulariae* (LINNAEUS, 1758), Teppichkäfer – 548  
Anthribidae, Maulkäfer – 364  
Antliophora – 296, 395  
*Anuraphis* DEL GUERICO, 1907 [Hom., Aphididae]  
– *farfarae* (KOCH, 1854) – 481  
*Anurida* LABOULBÈNE, 1865 [Collembola, Onychiuridae] – 303  
*Apatura* FABRICIUS, 1807 [Lep., Nymphalidae], Schillerfalter – 32  
*Aphaenops* DE BONVOULOIR, 1861 [Col., Carabidae]  
– *bucephalus* DIECK, 1869 – 423\*  
Aphaniptera s. Siphonaptera  
*Aphelinus* DALMAN, 1820 [Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae, Aphelininae HOWARD, 1886]  
– *mali* HALIDAY, 1851 – 548  
*Aphelocheirus* FABRICIUS, 1803 [Het., Hydrocorisae, Aphelocheiridae] – 118, 153, 351  
Aphidiidae, Röhrenläuse – 278, 345, 358\*–359, 462  
Aphidiidae HALIDAY, 1838, Blattlausschlupfwespen – 376  
Aphidina, Blattläuse – 162, 166, 192, 274, 296, 344, 354  
– ovipara – 345  
– viviovipara – 345  
*Aphidius* NEES, 1818 [Hym., Aphidiidae] – 382  
Aphidomorpha – 296, 344  
*Aphis* LINNAEUS, 1758 [Hom., Aphididae]  
– *craccivora* = *Pergandeia craccivora* (KOCH, 1854).  
– (*Doralis* RISSO, 1826) *fabae* SCOPOLI, 1763, Bohnenblattlaus – 358\*, 359, 444, 499  
– (*Doralis* RISSO, 1826) *rumicis* LINNAEUS, 1758 – 359

- (*Aphis*) *sambuci* LINNAEUS, 1758 - 359, 518
- Apidae, echte Bienen - 376, 377, 381, 382, 465, 475
- Apini [Tribus der Apidae], Honigbienen - 376, 475, 525
- Apiomerinae [Het., Reduviidae] - 349
- Apiomerus* SAY, 1825 [Het., Reduviidae]
- *vexillatus* AMYOT & SERVILE, 1843 - 356\*
- Apiomorpha* RÜBSAAMEN, 1894 [Cocc., Eriococcidae, Apiomorphae]
- *thorntoni* (FROGGATT, 1892) - 502\*
- Apiomorphae MACGILLIVRAY, 1921 (Cocc., Eriococcidae) - 345, 500, 502, 503
- Apis* LINNAEUS, 1758 [Hym., Aculeata, Apidae]
- (*Apis*) *mellifera* LINNAEUS, 1758 (= *mellifica* LINNAEUS, 1767, dieser im älteren deutschen Schrifttum ausschließlich gebrauchte Namen gehört nach der IKNZ zu den «rejected», d.h. verworfenen Namen, die nicht mehr benutzt werden sollen), Honigbiene - 3, 23\*, 74, 79, 85, 91, 113, 114, 115, 125\*, 127, 133, 141, 142, 143, 144\*, 145, 146, 156, 159, 165, 180, 184, 187, 188\*, 206, 212, 219\*, 220\*, 228, 232, 240, 242, 243, 258, 260, 273, 274, 276, 281, 377, 378\*, 379\*, 381, 382, 383, 430\*, 431, 450, 540, 541
- (*Micrapis*) *florea* FABRICIUS, 1787 - 475\*
- Aphodiinae [Col., Scarabaeidae] - 463
- Apocrita - 376, 377, 379\*, 381, 382, 383
- Apoidea - 376
- Aporia* HÜBNER, 1816 [Lep., Pieridae]
- *crataegi* (LINNAEUS, 1758), Baumweißling - 102, 467, 542
- Apteraphaenops* JEANNEL, 1907 [Col., Staphylinidae]
- *longiceps* JEANNEL, 1907 - 423\*
- Apterobittacus* McLACHLAN, 1893 [Mecoptera, Bittacidae] - 397
- Apterygota, Urinsekten - 300
- Arachnocampa* EDWARD, 1934 [Dipt., Mycetophilidae, Zelmirinae]
- *luminosa* (SKUSE) - 407
- Archamia* HÜBNER, 1816 [Lep., Nymphalidae]
- *levana* (LINNAEUS, 1758), Landkärtchen - 260, 443\*
- Aradidae, Rindenwanzen - 343, 345, 490
- Araeopidae s. Delphacidae
- Archaeognatha (= Microcorypha), Felsenspringer - 77, 78, 150, 296, 305, 306, 307\*
- Archaeopsylla* DAMPE, 1908 [Siph., Pulicidae]
- *erinacei* (BOUCHÉ, 1835), Igel Floh - 409
- Archiperlaria - 316, 319
- Archipsocus* HAGEN, 1882 [Cop., Archipsocidae]
- *fernandi* PEARMAN, 1934 - 278, 279
- Archostemata - 363
- Arctiidae, Bärenspinner - 387
- Argidae, Bürstenhornblattwespen - 376
- Argynnis* FABRICIUS, 1807 [Lep., Nymphalidae] - 32
- *paphia* (LINNAEUS, 1758), Kaisermantel - 127, 143
- Argyresthia* HÜBNER, 1818 [Lep., Tortricidae]
- *conjugella* ZELLER, 1839, Ebereschensmotte - 496\*
- Arixenia* JORDAN, 1909 [Dermaptera, Arixeniinae, Arixeniidae]
- *esau* JORDAN, 1909 - 278, 279, 323\*, 414
- Arthropolea - 303, 304\*
- Arthropoda, Gliederfüßer - 285
- Articulata - 284, 285
- Ascalaphidae, Schmetterlingshafte - 361
- Ascalaphus* FABRICIUS, 1775 [Plannipennia, Ascalaphidae] - 361
- Aschiza - 398
- Ascoipteron* ADENSAMER, 1896 [Dipt., Streblidae] - 484

Asilidae, Raubfliegen – 75, 220\*, 398, 404, 416  
 Asilomorpha – 398  
 Asopinae [Het., Pentatomidae] – 259, 345  
*Aspidiotus* BOUCHÉ, 1833 [Het., Diaspididae] – 352\*  
*Aspidomorpha* AGASSIZ, 1846 [Col., Chrysomelidae] – 32  
*Aspidoproctus* NEWSTEAD, 1900 [Hom., Coccina, Margarodidae] – 278  
*Atelura* HEYDEN, 1855 [Zygentoma, Nicoletiidae]  
 – *formicaria* HEYDEN, 1855 – 308  
*Atemeles* STEPHENS, 1832 [Col., Staphylinidae]  
 – *pubicollis* BRISOUT DE BARNEVILLE, 1860 – 482\*  
*Atta* FABRICIUS, 1804 [Hym., Myrmicidae] – 506  
 – *sexdens* (LINNAEUS, 1758), Blattschneiderameise – 88, 477  
*Attacus* GERMAR, 1811 [Lep., Saturniidae] – 540  
*Attagenus* LATREILLE, 1802 [Col., Dermestidae]  
 – *pellio* (LINNAEUS, 1758), Pelzkäfer – 456  
 Atropetae – 331  
 Auchencorrhyncha – 296, 344, 347  
*Automeris* HÜBNER, 1819 [Lep., Saturniidae] – 88  
*Azteca* FOREL, 1878 [Hym., Dolichoderidae]  
 – *muelleri* EMERY, 1893 – 502  
  
 Baëtidae – 309  
 Baëtis LEACH, 1815 [Ephem., Baëtidae] – 311, 312  
 Baëtiscidae – 309  
 Bathysciinae (Col. Silphidae) – 423\*  
*Bacillus* LATREILLE, 1825 [Phasm., Phylliidae]  
 – *rossii* (FABRICIUS, 1793) – 274, 276  
 Belostomatidae – 343, 345, 349, 416, 466  
*Bembex* FABRICIUS, 1777 [Hym., Sphecidae] – 466  
*Bemisia* QUAINANCE & BAKER, 1914 [Hom., Aleyrodidae]  
 – *tabaci* (GENNADIUS, 1889), Cotton white-fly – 488  
 Berytidae [Het., Pentatomomorpha, einzuordnen hinter Lygaeidae], Stelzenwanze – 375\*  
 Bethyloidea [Bethyloidea] – 376  
 Bibionomorpha – 398  
 Bibionidae, Haarmücken – 398, 401  
*Biorhiza* WESTWOOD, 1840 [Hym., Cynipidae]  
 – *pallida* (OLIVIER, 1791) – 501\*, 502  
 Bittacidae, Mückenhafte – 395, 397, 416, 417  
 Blaberidae – 326  
*Blaps* FABRICIUS, 1775 [Col., Tenebrionidae] – 369\*  
 – *polychresta* FORSKÅL, 1775 – 266  
*Blastophaga* GARVENHORST, 1826 [Hym., Agaonidae]  
 – *penes* (LINNAEUS, 1758), Feigenwespe – 268, 505  
 – *quadriceps* MAYR, 1885 – 506  
*Blatta* LINNAEUS, 1758 [Blatt., Blattidae]  
 – *orientalis* LINNAEUS, 1758, Küchenschabe – 18, 21, 261, 329\*, 441, 466, 544  
 Blattaria – 296  
*Blattella* CAUDELL, 1903 [Blatt., Blattellidae]  
 – *germanica* (LINNAEUS, 1767), Deutsche Schabe – 117, 188, 466  
 Blattellidae – 326  
 Blattidae – 326  
 Blattodea, Schaben – 48, 117, 154, 155, 159, 296, 326\*–330, 508, 541  
 Blattopteriformia – 164, 296, 318, 326\*  
 Blattopteroidea – 296



Blepharoceridae, Netzmücken – 86, 231, 398, 448  
*Blitophaga* REITTER, 1884 [Col., Silphidae]  
 – *undata* MÜLLER, 1776 – 222\*  
 Bombini [Hym., Aculeata, Apidae], Hummeln – 376, 475, 476, 486  
 Bombus LATREILLE, 1802 [Hym., Apidae], Hummel – 74, 142, 381  
 Bombycidae, Bombycoidea, Seidenspinner – 261, 387  
 Bombyliidae, Wollschweber, Hummelfliegen – 398  
 Bombyx LINNAEUS, 1758 [Lep., Bombycidae]  
 – *mori* LINNAEUS, 1758, Chinesischer Maulbeerseidenspinner – 3, 28\*, 115, 117, 132, 176, 267, 271, 489, 518, 540  
 – *mori mandarina* (MOORE, 1872) (wilde Stammform) – 28\*, 540  
 Borboridae s. Sphaeroceridae  
 Boreidae, Winterhafte – 395, 397  
*Boreus* LATREILLE, 1816 [Mecoptera, Boreidae] – 397  
 Bostrychidae, Bostrychiformia, Bostrychoidea – 364, 455  
*Bovicola* EWING, 1929 (= *Damalinia* MjöBERG, 1910 partim) [Ischnocera, Bovicolidae]  
 – *bovis* (LINNAEUS, 1758) – 274, 335\*, 337  
 Bovicolidae – 334  
 Brachycera, Fliegen – 221, 398, 399\*, 403, 404–407  
 Brachymera (= Dermestoidea) – 364, 366  
*Brachymeria* WESTWOOD in STEPHENS, 1829 [Hym., Chalcididae]  
 – *euploae* (= *euplaeae*) WESTWOOD, 1837 – 528  
 Brachynini [Col., Carabidae], Bombadierkäfer – 86, 87\*  
*Brachyptera* NEWPORT, 1851 (Plec., Taeniopterygidae)  
 – *trifasciata* (PICTET, 1842) – 316  
*Brachyrhinus* LATREILLE, 1802 (Untergattung von *Otiorrhynchus* GERMAR, 1824) [Col., Curculionidae] – 220\*  
 Braconidae, Brakwespen – 180, 192, 262, 376  
*Bradypodicola* SPULER, 1906 [Lep., Pyralidae] – 388, 479  
 Bradyporinae [Salt., Tettigoniidae] – 159  
 Brahmaeidae [Lep. Bombycoidea] – 36  
 Brassolidae = Amathusiinae [Lep., Nymphalidae] – 36  
 Braulidae, Bienenläuse – 398, 405, 486  
 Brenthidae, Langkäfer – 364  
 Bruchidae, Samenkäfer – 364  
*Bruchus* LINNAEUS, 1767 [Col., Bruchidae]  
 – *pisorum* (LINNAEUS, 1758), Erbsenkäfer – 438, 439  
*Bupalus* LEACH, 1819 [Lep., Geometridae]  
 – *pinarius* (LINNAEUS, 1758), Kiefernspanner – 449, 528, 529, 543  
 Buprestidae, Buprestoidea, Prachtkäfer – 32, 219\*, 364, 365  
 Byrrhidae, Byrrhoidea, Pillenkäfer – 364  
 Byturidae, Himbeerkäfer – 364  
  
*Cacoecia* HÜBNER, 1818 [Lep., Tortricidae]  
 – *histrionana* FROELICH, 1828 – 542\*  
*Cacoecimorpha* OBRAZTSOV, 1954 [Lep., Tortricidae]  
 – *pronubana* HÜBNER 1796–1797, Nelkenwickler – 544  
*Cactoblastis* RAGONOT, 1901 [Lep., Pyralidae]  
 – *cactorum* (BERG, 1885) – 540  
 Caecilietae – 331  
 Caeciliidae – 331  
 Caelifera – 296, 321  
 Caenidae, Caenoidea – 309  
*Caenis* STEPHENS, 1835 [Ephem., Caenidae] – 311

*Caliroa* COSTA, 1859 [Hym., Symphyta, Tenthredinidae] – 85  
 Callaphididae, Zierläuse – 345  
 Callidiini [Col., Cerambycidae] – 455  
 Callidulidae, Calliduloidea – 387  
 Callimomidae = Torymidae – 376  
*Calliphara* GERMAR, 1839 [Het., Pentatomidae] – 30  
*Calliphora* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 [Dipt., Calliphoridae], Schmeißfliege – 13, 17, 18,  
 115, 127, 231, 240\*, 243, 456, 540  
 – *vicina* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 = *erythrocephala* (MEIGEN, 1826) – 141, 206\*  
 Calliphoridae SHANNON, 1923 – 398  
*Calliptamus* AUDINET-SERVILLE, 1831 [Salt., Acrididae]  
 – *italicus* (LINNAEUS, 1758) – 215\*, 325  
*Calobatinus* SILVESTRI, 1917 [Collembola, Entomobryidae]  
 – *grassei* DENIS, 1942 – 480\*  
*Calognathus* GUÉRIN, 1837 [Col., Tenebrionidae]  
 – *chevrolati* GUÉRIN, 1837 – 424\*  
 Calopterygoidea – 312, 315  
*Calosoma* WEBER, 1801 [Col., Carabidae] – 548  
 Calyptratae – 398  
*Campodea* WESTWOOD, 1842 [Diplura, Campodeidae] – 192, 225, 301\*, 302  
 Campodeidae – 300, 301\*, 302  
*Camponotus* MAYR, 1861 [Hym., Formicidae] – 481  
*Campoplex* GRAVENHORST, 1829 [Hym. Ichneumonidae]  
 – *angustus* THOMSON, 1887 – 529  
*Camptonotus* UHLER, 1864 [Salt., Gryllacrididae] – 89  
 Cantharidae, Weichkäfer – 364, 368  
 Cantharoidea s. Malacodermata  
*Canthon* HOFFMANNSEGG, 1817 [Col., Scarabaeidae] – 480  
 Capniidae – 316  
 Capsidae s. Miridae  
 Carabidae, Laufkäfer – 70, 86, 273, 281, 364, 365, 366\*, 370, 371, 416, 423  
*Carabus* LINNAEUS, 1758 [Col., Carabidae]  
 – *auratus* LINNAEUS, 1761 – 86  
 – *auronitens* FABRICIUS, 1792 – 260  
 – *coriaceus* LINNAEUS, 1758 – 260  
 – *ullrichi* GERMAR, 1824 – 260  
*Carausius* STÅL, 1873 [Phasm., Phasmatidae]  
 – *morosus* BRUNNER VON WATTENWYL, 1908 – 3\*, 29, 127, 149\*, 156, 165, 187, 248, 252,  
 254\*, 274, 276, 444, 446, 448, 458, 516, 522  
*Carcinocoris* HANDLIRSCH, 1897 [Het., Phymatidae] – 356  
*Cardiosis* DEYROLLE, 1867 [Col., Tenebrionidae]  
 – *triangulifer* GEBIEN, 1938 – 424\*  
*Cassida* LINNAEUS, 1758 [Col., Chrysomelidae] – 32  
 Castniidae, Castnioidea – 387  
*Cazira* AMYOT & SERVILLE, 1843 [Het., Pentatomidae]  
 – *verrucosa* WESTWOOD, 1835 – 354\*  
 Cecidomyiidae, Gallmücken – 223, 276, 280, 398, 401, 407, 485, 500  
*Cephaleia* PANZER, 1805 [Hym., Symphyta, Pamphiliidae]  
 – *abietis* (LINNAEUS, 1758) – 450  
*Cephenomyia* (LATREILLE, 1818) AGASSIZ, 1846 [Dipt., Oestridae] – 541  
 – *pratti* – 74  
 Cephidae, Halmwespen – 376, 383  
 Cerambycidae, Bockkäfer – 299, 364, 365, 367, 455, 508, 509  
*Cerambyx* LINNAEUS, 1758 [Col., Cerambycidae]

- *cerdo* LINNAEUS, 1758, Großer Eichenbockkäfer - 102, 451
- Ceratophyllidae - 409
- Ceratophyllus* CURTIS, 1832 [Siph., Ceratophyllidae] - 409
- *wickhami* BAKER, 1895 - 199\*
- Ceratopogonidae, Gnitzen - 398
- Cercopidae, Schaumzikaden - 103, 344, 345, 510
- Cerobasis* KOLBE, 1880 [Cop., Trogiidae]
- *guestfalicus* KOLBE, 1880 - 225, 274, 278
- Ceroplastes* GRAY, 1828 [Hom., Coccina, Lecaniidae]
- *ceriferus* (ANDERSON, 1791) - 540
- Cestodes, Bandwürmer [durch parasitische Lebensweise stark abgewandelte Plattwürmer, Plathelminthes, die erwachsen im Darm von Wirbeltieren leben, als Larven in einem oder zwei Zwischenwirten, wovon einer ein Arthropode sein kann, z.B. bei dem im Dünndarm von Hunden, Katzen und Mensch lebenden *Dipylidium caninum* (LINNAEUS, 1758) Hundehaarlinge und Flöhe, deren Larven die Wurmeier aufnehmen] - 487
- Cetonia* FABRICIUS, 1775 [Col., Scarabaeidae] - 30, 74
- Cetoniinae [Col., Scarabaeidae], Rosenkäfer - 365, 368
- Ceuthorrhynchus* GERMAR, 1824 [Col., Curculionidae]
- *quadridens* (PANZER, 1795) - 494
- Chaitophoria* BÖRNER, 1940 [Hom., Aphidina, Chaitophoridae] - 441, 459\*, 516, 517, 518
- Chaitophoridae, Borstenläuse - 345
- Chalcididae, Erzwespen - 376, 377, 500
- Chalcidoidea - 30, 90, 180, 181, 192, 262, 376, 377
- Chaoboridae = Corethridae - 398, 401
- Cheiromeles torquatus* HORSEFIELD, 1824 [Mammalia, Chiroptera, Molossidae], Nachthalsfledermaus - 323
- Chilopoda, Hundertfüßer - 283
- Chironomidae, Zuckmücken - 1, 74, 158, 229, 398, 400\*, 401, 448
- Chlaeniini [Col., Carabidae] - 86
- Chlorippe* DOUBLEDAY, 1844 [Lep., Nymphalidae] - 32
- Chloroperla* NEWMAN, 1836 [Plec., Chloroperlidae] - 316
- Chloroperlidae - 316
- Chloropidae, Halmfliegen - 398
- Choristoneura* LEDERER, 1859 [Lep., Tortricidae]
- *fumiferana* CLEMENS, 1865 - 434
- *murinana* HÜBNER, 1786-1789 - 449
- Chortophaga* SAUSSURE, 1884 [Salt., Acrididae]
- *viridifasciata* (DE GEER, 1773) - 440, 442
- Chrysidae, Goldwespen - 30, 31, 376, 378, 486
- Chrysis* LINNAEUS [Hym., Aculeata, Chrysidae] - 486
- Chrysobothris* ESCHSCHOLTZ, 1829 [Col., Buprestidae] - 219\*
- Chrysomela* LINNAEUS, 1758 [Col., Chrysomelidae] - 372
- Chrysomelidae, Blattkäfer - 103, 186\*, 191, 197, 227, 278, 279, 364, 370, 372, 512
- Chrysomeloidea s. Phytophaga
- Chrysopa* LEACH, 1815 [Plannipennia, Chrysopidae], Florfliege - 31, 74, 75, 219\*, 241, 361\*, 363, 461, 462\*
- *carnea* STEPHENS, 1836 - 548
- *perla* (LINNAEUS, 1758), Goldauge - 180, 184, 187, 188\*, 189, 191, 192, 195\*, 198, 207, 208\*, 209, 212\*
- Chrysopidae, Florfliegen - 361
- Cicadellidae - 344
- Cicadidae, Singzikaden - 30, 41, 229, 344, 345, 349\*, 350, 460
- Cicadina, Zikaden, Zirpen - 85, 344, 347, 354, 499, 508, 509
- Cicadiformes, Rundköpfe - 296, 344, 350, 351



Cicindelidae, Sandlaufkäfer – 364, 416  
 Cimbicidae, Knopfhornblattwespen – 376  
*Cimbex* OLIVIER [Hym., Symphyta, Cimbicidae] – 159, 377  
*Cimex* LINNAEUS, 1758 [Het., Cimicidae]  
 – *lectularius* LINNAEUS, 1758, Bettwanze – 89, 159, 261, 272\*, 278, 348, 539, 541  
 Cimicidae – 272\*, 273, 343, 345, 347, 416, 442, 483, 484, 508, 509, 541  
 Cimicomorpha – 343  
 Cinarini [Hom. Aphidina, Lachnidae] – 481  
*Cionus* SCHELLENBERG, 1798 [Col., Curculionidae] – 90  
 Cixiidae – 344  
 Clavicornia – 364  
*Claviger* PREYSSLER, 1790 [Col., Psellaphidae] – 482\*  
 Cleridae, Cleroidea, Buntkäfer – 364  
*Cloëon* LEACH, 1815 [Ephem., Baëtidae] – 279, 280, 310\*, 311\*  
 – *dipterum* (LINNAEUS, 1761) – 278  
*Coanochthodes* KISTER, 1968 [Col. Staphilinidae] – 483\*  
 Coccidae – 347  
 Coccina, Schildläuse – 85, 222, 228, 242, 261, 268, 269\*, 296, 345, 346, 347, 350, 351, 352\*, 353\*, 354, 356, 357, 358, 481, 508  
*Coccinella* LINNAEUS, 1758 [Col., Coccinellidae]  
 – *septempunctata* LINNAEUS, 1758, Siebenpunkt – 527  
 Coccinellidae, Marienkäferchen – 23, 29, 159, 221, 227, 228, 239, 364, 372, 416, 448, 481, 512  
*Coccus* LINNAEUS, 1758 [Hom., Coccina, Coccidae]  
 – *hesperidum* LINNAEUS, 1758 – 274, 276, 278, 352\*  
 Cochliidiidae (= Limacodidae), Asselspinner – 85, 88, 387, 541  
 Cochliidoidea – 387  
*Cochliothea* RAMBUR, 1866 (= *Apterona* MILLIÈRE, 1857) [Lep., Psychidae]  
 – *crenulella* (BRUAND, 1847) – 276  
*Coenagrion* KIRBY, 1890 (= *Agrion* LEACH, 1815) [Odon., Coenagrionidae] – 313\*, 314\*  
 Coenagrionidae, Coenagrionoidea, Schlankjungfern – 32, 312, 314, 315  
 Coleophoridae, Sackträgermotten – 387  
 Coleoptera – 288, 296, 363–372  
 Coleopteroidea – 363  
 Coleorrhyncha – 296, 342  
 Collembola, Springschwänze – 53, 56, 164, 179\*, 181\*, 192, 271, 296, 303, 304\*, 305, 535  
 Colletidae, Seidenbienen – 376  
*Columbicola* EWING, 1929 [Ischnocera, Philopteridae] – 335\*  
 Condylognatha – 296  
 Coniopterygidae, Staubhafte – 30, 85, 361, 362, 363  
*Conocephalus* THUNBERG, 1815 [Salt., Ensifera, Tettigoniidae]  
 – *dorsalis* (LATREILLE, 1804) – 96\*  
*Conomelus* FIEBER, 1866 [Hom., Delphacidae]  
 – *anceps* (GERMAR, 1821) – 351\*  
 Conopidae, Dickkopffliegen – 398  
 Copeognatha, Staubläuse – 23\*, 80, 89, 198, 199\*, 271, 296, 331–334, 544  
*Copium* THUNBERG, 1822 [Het., Tingidae] – 500  
 – *cornutum* THUNBERG, 1822 – 497  
 – *teucarii* (HOST, 1788) – 497  
*Copris* FOURCROY, 1785 [Col., Scarabaeidae, Coprinae] – 463  
*Coprochara* MULSANT & REY, 1874 [Col., Staphylinidae, Aleocharinae] – 221  
 Copromorpoidea – 387  
*Coptosoma* LAPORTE, 1832 [Het., Plataspidae]  
 – *scutellatum* (GEOFFROY, 1785) – 352\*, 354\*, 355\*  
*Cordulegaster* LEACH, 1815 [Odon., Cordulegasteridae] – 316, 461\*

Cordulegasteridae – 312  
*Cordulia* LEACH, 1815 [Odon., Corduliidae] – 461\*  
 Corduliidae – 312  
*Cordylobia* GRÜNBERG, 1903 [Dipt., Oestridae]  
 – *anthropophaga* (BLANCHARD, 1893) – 541  
 Coreidae, Rand- oder Lederwanzen – 343, 349, 356  
 Corethridae s. Chaoboridae  
*Corixa* GEOFFROY, 1762 – 348\*  
 Corixidae, Ruderwanzen – 198, 343, 345, 349, 419, 460, 490, 538  
 Corrodentia – 330–340  
*Cortoca* SCHIOEDTE, 1853 [Col. Staphylinidae, Corotocina SEEVERS, 1957] – 483\*  
 Corydalidae – 361, 362  
*Corydalis* LATREILLE, 1805 [Megaloptera, Corydalidae] – 61\*  
 Cossidae, Cossoidea MOSHER, 1916 – 387  
*Cossus* FABRICIUS, 1793 [Lep., Cossidae] – 99  
*Cricetomys gambianus* WATERHOUSE, 1840 [Mammalia, Rodentia, Muridae], Hamsterratte – 323  
 Crithidia [die im Darm Wirbelloser entstehende Form mit kurzer undulierender Membran  
 der im Blut von Wirbeltieren parasitierenden, eingeißeligen *Trypanosoma*-Arten mit  
 langer undulierender Membran, Trypanosomidae, Flagellata, Protozoa] – 487  
 Crustacea – 54, 283, 284  
 Cryptocera s. Hydrocorisae  
*Cryptocercus* SCUDDER, 1862 [Blatt., Cryptocercidae] – 466  
 Cryptophagidae, Schimmelkäfer – 364  
*Ctenocephalides* STILES & COLLINS, 1930 [Siph., Pulicidae]  
 – *canis* (CURTIS, 1826), Hundefloh – 409  
 – *felis* (BOUCHÉ, 1835), Katzenfloh – 409  
*Ctenophthalmus* KOLENATI, 1856 [Siph., Hystrichopsyllidae] – 409  
 Cucujidae, Cucujiformia, Cucujoidea, Plattkäfer – 364  
*Culex* LINNAEUS, 1758 [Dipt., Culicidae] – 117, 224, 240, 444, 448, 458, 461  
 – *pipiens* LINNAEUS, 1758 – 176, 444, 458, 524  
 – *pipiens fatigans* WIEDEMANN, 1828, (= *quinquefasciata* SAY, 1823), Tropische Haus-  
 stechmücke – 444  
 Culicidae, Stechmücken – 102, 115, 269, 398, 400\*, 401\*, 403, 461, 483, 487, 490, 545  
 Culicomorpha – 398, 407  
*Culiseta* FELT, 1904 [Dipt., Culicidae]  
 – *annulata* (SCHRANK, 1776) – 524  
 Cupedidae – 363  
 Curculionidae, Rüsselkäfer – 30, 219\*, 220\*, 364, 365, 366, 367\*, 372, 509  
 Curculionoidea s. Rhynchophora  
 Cyclorrhapha, Deckelschlüpfer – 219\*, 220\*, 221, 224, 227, 398, 399\*, 401, 402–407  
 Cydnidae, Erdwanzen – 343, 349  
 Cyldrachetidae – 321, 324  
 Cyldrotomidae – 398  
 Cymatophoridae s. Thyatiridae  
 Cynipidae, Gallwespen – 376, 382, 500, 501, 502, 540  
 Cynipinae [Hym., Cynipidae] – 274  
 Cynipoidea – 376, 377, 485  
*Cyrestis* BOISDUVAL, 1832 [Lep., Nymphalidae]  
 – *camillus* (FABRICIUS, 1781) – 40\*  
 – *cocles* (FABRICIUS 1787) – 40\*  
 Cyrtacanthacridinae [Salt., Caelifera, Acrididae] – 468  
*Cyrtocoris* WHITE, 1842 [Het., Pentatomidae]  
 – *monstrosus* (GERMAR, 1839) – 354\*

*Dacerta* KIRBY, 1881 [Het., Pyrrhocoridae] – 289\*  
*Dactylopius* COSTA, 1835 [Hom., Coccina, Dactylopiidae]  
– *coccus* COSTA, 1835, Mexikanische Koschenillelaus – 540  
Danainae [Lep., Nymphalidae] – 387  
Dascillidae, Dascilliformia, Dascilloidea – 364  
*Dasychira* STEPHENS, 1829 [Lep., Lymantriidae] – 261  
Dasyonygidae – 334  
*Decticus* AUDINET-SERVILLE, 1831 [Salt., Tettigoniidae]  
– *verrucivorus* (LINNAEUS, 1758) – 320\*, 321\*  
*Deilephila* LASPEYRES, 1809 [Lep., Sphingidae]  
– *euphorbiae* (LINNAEUS, 1758) – 433\*  
Deloderata – 331, 333, 334  
Delphacidae (= Araeopidae) – 344, 389  
*Dendroctonus* ERICHSON, 1836 [Col. Scolytidae]  
– *frontalis* ZIMMERMANN, 1868 – 478  
*Dendrolimus* GERMAR, 1812 [Lep., Lasiocampidae]  
– *pini* (LINNAEUS, 1758), Kiefernspinner – 449, 489, 543  
*Deporaus* LEACH (in SAMOUELLE) 1819 [Col., Curculionidae]  
– *betulae* (LINNAEUS, 1758), Trichterwickler – 462, 464\*  
Dermaptera, Ohrwürmer – 296, 323\*, 324  
*Dermatobia* BRAUER, 1860 [Dipt., Oestridae]  
– *cyaniventris* (MACQUART, 1843) – 541  
*Dermestes* LINNAEUS, 1758 [Col., Dermestidae], Speckkäfer – 225, 250, 440, 456  
– *lardarius* LINNAEUS, 1758 – 96\*  
Dermestidae – 364, 365, 544  
Dermestoidea s. Brachymera  
Diamphipnoidae – 316  
Diaphanopteroidea – 288  
Diaspididae, Deckelschildläuse – 89, 217\*, 268, 278, 345, 347, 350, 353\*, 354, 466  
Dicondylia – 296, 307  
*Dinarda* SAMOUELLE, 1819 [Col., Staphylinidae]  
– *dentata* GRAVENHORST, 1806 – 482\*  
*Dilta* STRAND, 1911 [Archaeognatha, Praemachilidae]  
– *hibernica* (CARPENTER) – 276  
Diopsidae BIGOT, 1852 – 398, 404, 406  
*Diopsis* DAHL, 1775 [Dipt., Diopsidae]  
– *tenuipes* WESTWOOD, 1837 – 406  
*Diplatys* SERVILE, 1831 [Dermaptera, Diplatyidae] – 324  
Diploglossata – 323, 414  
*Diplolepis* GEOFFROY, 1762 [Hym., Cynipidae]  
– *rosae* (LINNAEUS, 1758) – 274  
*Diploptera* SAUSSURE, 1864 [Blatt., Diplopteridae]  
– *dytiscoides* SERVILE, 1839 – 193, 279  
Diplura, Doppelschwänze – 56, 284, 296, 300, 301\*  
*Diprion* SCHRANK, 1802 [Hym., Symphyta, Diprionidae]  
– *pini* (LINNAEUS, 1758) – 449, 450  
Diprionidae, Buschhornblattwespen – 376, 377  
Diptera – 90, 154, 168, 288, 296, 395, 398–407, 485  
Dipsocoridae – 343  
*Dissosteira* SCUDDER, 1876 [Salt., Acrididae] – 329\*  
Ditrysia – 386, 387, 394  
Dixidae, Urstechmücken – 398  
*Doclostaurus* FIEBER, 1853 [Salt., Acrididae]  
– *maroccanus* (THUNBERG, 1824) – 468



- Dolichoderidae, Drüsenameisen – 376, 477  
 Dolichopodidae, Langbeinfliegen – 398  
*Donacia* FABRICIUS, 1775 [Col., Chrysomelidae] – 153, 371  
 Donaciinae JACOBY, 1908 [Col., Chrysomelidae] – 509  
*Doralis* RISSO, 1826 s. *Aphis*  
 Dorylidae, Treiber- oder Wanderameisen – 376, 477  
 Drepanidae, Drepanoidea, Sichelspinner – 387  
*Drepanotermes* SILVESTRI, 1909 [Isoptera, Termitidae]  
 – *rubriceps* (FROGGATT, 1897) – 478  
*Drosophila* FALLÉN, 1823 [Dipt., Drosophilidae]  
 – *melanogaster* MEIGEN, 1830 – 3\*, 120, 165, 174, 175\*, 180, 184, 187, 191, 193, 207, 209,  
 210\*, 211, 212\*, 223, 240, 241, 246, 260, 264, 267, 271, 448, 458, 530\*  
 Drosophilidae, Essig- oder Taufliegen – 398  
 Dryinidae – 376  
 Dryopidae (Dryopoidea), Hakenkäfer – 364  
 Dulitcola MjöBERG, 1925 [Col., Staphylinidae] – 222  
 Dynastinae KOLBE, 1898 [Col., Scarabaeidae] – 299, 365  
*Dysdercus* BOISDUVAL [Het., Pyrrhocoridae]  
 – *sidae* MONTROUZIER & SIGNORET, 1861 – 497  
 Dytiscidae, Schwimmkäfer – 86, 221, 273, 364, 367, 372, 416, 417, 461, 538  
*Dytiscus* LINNAEUS, 1758 [Col., Dytiscidae]  
 – *marginalis* LINNAEUS, 1758 – 86, 97, 99, 240, 243, 271, 273, 282, 418\*  
  
*Echidnophaga* OLIFF, 1886 [Siph., Pulicidae] – 409  
 Echinophthiridae – 334  
 Ectobiidae – 326  
*Ectobius* STEPHENS [Blatt., Ectobiidae] – 327  
 Ectognatha s. Ektognatha  
*Ectopsocus* McLACHLAN, 1899 [Cop., Peripsocidae]  
 – *meridionalis* RIBAGA, 1903 – 199\*, 516  
*Edessa* FABRICIUS, 1803 [Het., Pentatomidae]  
 – *bubalus* LEPELLETIER & SERVILE, 1825 – 355\*  
 Ektognatha (= Ektotropha), Freikiefler – 296, 305  
 Elateridae, Schnellkäfer – 364, 365, 366, 370, 372  
 Elateroidea – 364  
 Electrotomoidea – 331  
 Elenchidae – 372  
 Elipsocidae – 331  
 Ellipura – 296, 300, 302  
*Embidopsocus* HAGEN, 1866 [Cop., Liposcelidae] – 331  
 Embiidae – 318  
 Embiodes, Spinnfüßer – 89, 271, 318, 319\*  
 Embioidea – 318  
 Embioptera – 296, 318  
*Emesa* FABRICIUS, 1803 [Het., Reduviidae]  
 – *longipes* (DE GEER, 1773) – 356\*  
 Empididae, Tanzfliegen – 90, 271, 398  
*Empusa* ILLIGER, 1798 [Mant., Empusidae] – 326\*  
 Empusidae – 326  
*Encarsia* FÖRSTER, 1878 [Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae]  
 – *formosa* GAHAN, 1924 – 527  
*Encyrtus* DALMAN, 1820 [Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae] – 181, 262  
*Endamoeba* LEIDY, 1879 (nicht *Entamoeba* CASAGRANDE & BARBAGALLO, 1897) [Protozoa,  
 Amoebina, Endamoebidae]

- *blattae* (BÜTSCHLI, 1878) – 487  
 Endromididae, Endromidoidea, Birken- oder Frühlingsspinner – 387  
 Enicocephalidae (= Henicocephalidae) – 349  
 Ensifera – 296, 321  
*Entimus* SCHÖNHERR, 1826 [Col. Curculionidae], Diamantkäfer – 30, 32  
 Entognatha (= Entotropha) – 283, 296, 300  
*Entomobrya* RONDANI, 1861 [Collembola, Entomobryidae]  
 - *quinquelineata* BÖRNER, 1901 – 304\*  
 Entomobryidae – 303  
 Entotropha s. Entognatha  
 Eoblattodea – 287  
*Eomenacanthus* UCHIDA, 1926 (= *Menacanthus* NEUMANN, 1912) [Amblycera, Menoponiidae] – 335  
*Eopterus* RHODENDORF, 1961 [Archaeoptera, jetzt als den Crustacea zugehörig erkannt]  
 - *devonicum* RHODENDORF, 1961 – 283  
 Eosentomidae – 302  
 Eosentomoidea – 302, 303  
*Eosentomon* BERLESE, 1908 [Protura, Eosentomidae] – 302\*  
 - *germanicum* PRELL, 1912 – 76\*  
*Eoxenos* DE PEYERIMHOFF, 1919 [Strepsiptera, Mengenillidae] – 374  
*Ephemera* LINNAEUS, 1758 [Ephem., Ephemeridae] – 310  
 Ephemerellidae – 309  
 Ephemeridae – 309  
 Ephemeroidea – 309  
 Ephemeroptera – 154, 166, 171, 172\*, 241, 269, 282, 287, 288, 296, 309\*, 310\*, 311, 312, 448  
*Ephestia* GUENÉE, 1845 [Lep., Pyralidae], Speichermotten – 545  
 - *cautella* (WALKER, 1863), Tropische Speichermotte – 478  
 - *kuehniella* ZELLER, 1879, Mehlmotte – 3\*, 24\*, 36, 38\*, 132, 180, 184, 200\*, 212\*, 225, 232, 233\*, 234, 235\*, 236, 237, 241, 242, 247\*, 254\*, 255\*, 257, 433\*, 439, 440, 478, 539, 544, 548  
*Ephialtes* SCHRANK, 1802 [Hym., Ichneumonidae] – 21  
 Ephippigerinae [Salt., Tettigoniidae] – 159  
 Ephyridae – 398  
*Epiblema* HÜBNER, 1818 [Lep., Tortricidae]  
 - *tedella* (CLERCK, 1759) – 542  
*Epimyrma* EMERY, 1914 [Hym. Myrmicidae]  
 - *goesswaldi* MENOZZI, 1931 – 486  
 - *stumperi* KUTTER, 1950 – 486  
 - *vandeli* SANTSCHI, 1927 – 486  
*Epiophlebia* SELYS-LONGCHAMPS, 1889 [Odon., Epiophlebiidae] – 312  
 Epiophlebiidae – 312  
 Epipsocetae – 331  
 Epipsocidae – 331  
 Epipyropidae – 387  
 Eremiaphilidae – 326  
*Ergates* SERVILE, 1832 [Col., Cerambycidae]  
 - *faber* (LINNAEUS, 1767), Mulmbock – 451, 455  
*Ericerus* GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1858 [Hom., Coccina, Lecaniidae]  
 - *pela* (Westwood, 1804) – 540  
 Eriocraniidae, Trugmotten – 387  
 Eriocranioidea (= Hoplostomatoptera) – 387  
*Eriopeltis* SIGNORET, 1871 [Hom., Coccina, Diaspididae] – 89, 91  
*Eriosoma* LEACH, 1818 [Hom. Aphid., Pemphigidae]  
 - *lanigerum* (HAUSMANN, 1802), Blutlaus – 359, 548

- Eristalomyia* RONDANI, 1857 [Dipt., Syrphidae]  
 – *tenax* (LINNAEUS, 1758) – 135\*  
*Esthiopterum* HARRISON, 1916 [Ischnocera, Philopteridae] – 339  
*Euchloë* HÜBNER, 1816 [Lep., Pieridae] – 269  
 Eucleidae – 541  
 Eucilidae [Hym., Cynipoidea] – 376  
*Eugereon* DOHRN, 1866 [Palaeodictyoptera] – 345  
 Eulepidoptera – 387  
 Eumegasecoptera – 286  
 Eupalaeodictyoptera – 342  
 Eupelmidae – 376  
*Eupoecilia* STEPHENS, 1829 [Lep., Tortricidae]  
 – *ambiguella* (HÜBNER, 1796), Einbindiger Traubenwickler – 444, 445\*, 528  
*Euproctis* HÜBNER, 1822 [Lep., Lymantriidae]  
 – *chrysorrhoea* (LINNAEUS, 1758), Goldafter – 27\*, 88, 450, 467  
*Eupsocida* TILLYARD, 1926 s. Psocomorpha  
*Euroleon* ESBEN-PETERSEN, 1919 [Planipennia, Myrmeleonidae]  
 – *nostras* (FOURCROY, 1785) – 99  
*Eurychora* THUNBERG, 1791 [Col., Tenebrionidae]  
 – *alaticollis* GEBIEN, 1938 – 424\*  
*Eurydema* LAPORTE, 1832 [Het., Pentatomidae]  
 – *oleracerum* (LINNAEUS, 1758), Kohlwanze – 291\*  
*Euryplatea* SCHMITZ, 1941 [Dipt., Phoridae]  
 – *eidmanni* SCHMITZ, 1941 – 510\*  
 Eurytomidae – 376  
*Euscelis* BRULLÉ, 1832 [Hom. Cicadellidae]  
 – *incisus* (KIRSCHBAUM, 1858) 444, 445\*  
 – *plebeius* (FALLÉN, 1806) – 351\*, 444, 445\*  
 Eustemiidae – 316, 317  
 Evaniidae, Hungerwespen – 376  
  
*Fannia* ROBINEAU-DEVOIDY, 1830 – 456  
 Filarioidea [Nemathelminthes, Nematodes, leben als erwachsener Wurm in den Lymph-  
 räumen und als Mikrofilarie im Blut des Menschen und als infektiöse Larve in einer  
 Stechmücke oder Stechfliege] – 487  
 Filipalpia – 316, 318  
 Flagellata [Protozoa mit ein oder mehreren Geißeln], Geißeltierchen – 487  
*Forficula* LINNAEUS, 1758 [Dermaptera, Forficulidae]  
 – *auricularia* LINNAEUS, 1758, Ohrwurm – 80, 180, 184, 188, 191, 192\*, 323\*  
 Forficulidae – 323  
 Forficulina – 323  
*Formica* LINNAEUS, 1758 [Hym., Formicidae] – 233\*  
 – *polyctena* FÖRSTER, 1850, Rote Waldameise – 430\*  
 Formicidae, Schuppenameisen – 376  
 Formicoidea, Ameisen – 261, 377, 380, 381, 383, 476, 481, 525  
 Fossores – 377  
 Frenatae – 386, 387, 392\*  
 Fulgoridae – 36, 85, 344  
 Fulgoriformes (Spitzköpfe) – 296, 344, 351  
 Fulgoroidea – 36  
  
*Galeatus* CURTIS, 1833 [Het., Tingidae] – 463\*  
*Galleria* FABRICIUS, 1798 [Lep., Pyralidae]  
 – *mellionella* (LINNAEUS, 1758) – 99, 253, 257, 388, 458



*Gallerucella* CROTCH, 1878 [Col., Chrysomelidae] – 231  
 Gasterophilidae, Magenfliegen – 398, 485  
*Gasterophilus* LEACH, 1818 [Dipt., Gasterophilidae]  
 – *intestinalis* (DE GEER, 1776), Pferdemenbrense – 153, 462\*, 541  
 Gasteruptionidae – 378  
*Gastroides* WESTWOOD, 1840 [Het., Lygaeidae]  
 – *abietum* BERGROTH, 1914 (= *abietis* auct.) – 215  
*Gastroidea* HOPE, 1840 [Col. Chrysomelidae]  
 – *viridula* (DE GEER, 1775) – 462\*  
 Gelechiidae, Gelechoidea – 387  
 Geocorisae (= Gymnocerata), Landwanzen – 343, 345  
 Geometridae, Spinner – 36, 38\*, 46, 387, 392, 511  
 Geometroidea – 387  
*Geotrupes* LATREILLE, 1796 [Col., Scarabaeidae, Geotrupinae], Mistkäfer – 115, 444, 463  
 Gerridae – 225, 343, 416, 418  
*Gerris* FABRICIUS, 1794 [Het., Gerridae], Wasserläufer – 86, 273  
 – *asper* (FIEBER, 1861) – 263, 265  
 Gliricola [Amblycera, Gliricolidae] – 335\*  
 Gliricolidae – 334  
*Glossina* WIEDEMANN, 1830 [Dipt., Glossinidae], Tsetsefliege – 98, 279, 483, 487, 508, 515, 544  
 – *morsitans* WESTWOOD, 1850, – 515  
 – *palpalis* (ROBINEAU-DESVOIDY, 1830) – 515  
 Glossinidae – 398  
 Glyptipterygidae, Rundstirnmotten – 387  
*Gnathocerus* THUNBERG, 1814 [Col., Tenebrionidae]  
 – *cornutus* (FABRICIUS, 1798) – 531\*  
 Gomphidae – 312  
 Gomphocerinae [Salt., Acrididae] – 468  
*Gonepteryx* LEACH, 1815 [Lep., Pieridae] – 270  
 – *mahaguru* GIST. – 539  
 – *rharni* (LINNAEUS, 1758) – 139, 539  
*Goniodes* NITZSCH, 1818 [Ischnocera, Philopteridae] – 335\*  
 Gonioidinae [Ischnocera, Philopteridae] – 335  
 Gordioidea [Nemathelminthes, Nematomorpha, Saitenwürmer leben erwachsen im Wasser,  
 als Larven in der Leibeshöhle von Insekten und anderen Arthropoden] – 487  
 Gracilariidae – 387  
*Grapholitha* TREITSCHKE, 1829 [Lep., Tortricidae]  
 – *funebrana* TREITSCHKE, 1835, Pflaumenwickler – 496  
 Gregarinida [Protozoa, Sporozoa, parasitisch im Darm und Leibeshöhle von Arthropoden]  
 – 487  
 Gryllacrididae – 89, 321  
*Gryllacris* SERVILE, 1831 – 89  
 Gryllidae, Grillen – 321, 323, 324, 325  
*Grylloblatta* WALKER, 1914 [Salt., Grylloblattidae] – 321, 322\*  
 Grylloblattidae – 154, 321, 322\*  
*Gryllotalpa* LATREILLE, 1802 [Salt., Gryllotalpidae]  
 – *gryllotalpa* (LINNAEUS, 1758), Maulwurfsgrille – 320\*, 545  
 Gryllotalpidae – 321, 324  
*Gryllus* LINNAEUS, 1758 [Salt., Gryllidae] – 185, 188, 189  
 – *campestris* LINNAEUS, 1758, Feldgrille – 80\*, 266, 272\*, 521  
 Gymnocerata s. Geocorisae  
 Gyrinidae, Taumelkäfer – 87, 364, 370, 371, 416, 418, 422  
*Gyrinus* GEOFFROY, 1762 [Col., Gyrinidae] – 119, 418\*  
 Gyropidae – 334

*Gyropus* NITZSCH, 1818 [Amblycera, Gyropidae] – 335\*, 339

Haematomyzidae – 334

*Haematomyzus* PIAGET, 1869 [Phthiraptera, Haematomyzidae]

– *elephantis* PIAGET, 1869, Elefantenlaus – 336\*, 337–340, 415, 416, 442, 515

Haematopinidae – 334

*Haematopinus* LEACH [Phthiraptera, Anoplura, Haematopinidae] – 338

*Haemonia* DAHL, 1823 [Col., Chrysomelidae, Donaciinae] – 153

Haemosporidia SCHAUDIN [Protozoa, Sporozoa mit Generationswechsel und Wirtswechsel zwischen Blutkörperchen, Leber- und Knochenmarkzellen von Wirbeltieren mit stechen- den Insekten, Malaria-Erreger] – 487

Halictidae, Schmalbienen – 376

Halictophagidae – 372

*Halictophagus* DALE, 1832 [Strepsiptera, Halictophagidae] – 374

*Halictoxenos* PIERCE, 1908 [Strepsiptera, Stylopidae] – 262

Haliplidae, Wassertreter – 364

*Haliplus* LATREILLE, 1802 [Col., Haliplidae]

– *wehnckei* GERHARDT, 1877 – 417, 418\*

*Halobates* ESCHSCHOLTZ, 1822 [Het., Gerridae] – 86

Halticinae [Col., Chrysomelidae], Erdflöhe – 370, 545

*Halticus* HAHN, 1831 [Het., Miridae]

– *saltator* (GEOFFROY, 1785) –

Harmoncopoda = Macrolepidoptera – 386

Hebridae – 343

*Heliothrips* HALIDAY, 1836 [Thysanoptera, Helithripidae] – 217\*

– *haemorrhoidalis* (BOUCHÉ, 1833) – 274

*Helmis* BEDEL, 1878 (= *Elmis* LATREILLE, 1802) [Col., Dryopidae] – 153

*Helodes* PAYKULL, 1799 [Col., Helodidae] – 367

Hemerobiidae – 361

*Hemichroa* STEPHENS, 1835 [Hym., Symphyta, Tenthredinidae]

– *crocea* (GEOFFROY, 1785) – 490, 491\*

Hemimeridae – 323, 324

*Hemimerus* WALKER, 1871 [Dermaptera, Diploglossata] – 278, 279, 415, 484

Hemimetabola – 216, 422

Hemiptera (LINNAEUS, 1758) GEOFFROY, 1763 – 296, 342

Hemipteroidea – 288, 342

Henicocephalidae [Het., Cimicomorpha, früher Unterfamilie der Reduviidae] – 349

*Henicocephalus* WESTWOOD, 1837 [Het., Henicocephalidae] – 356\*

*Heodea* DALMAN, 1816 [Lep., Lycaenidae]

– *virgaureae* (LINNAEUS, 1758), Dukatenfalter – 32

Hepialidae, Wurzelbohrer – 271, 387, 393

Hepialoidea = Aglostomatoptera

*Hepialopsis* DYAR, 1905 [Lep. Cochliidiidae] – 393

Heptageniidae – 309

Heptagenioidea – 309

Hesperiidae, Dickköpfe – 387

Hesperioidea – 387

Heterocera – 386

*Heterojapyx* VERHOEFF, 1903 [Diplura, Japygidae] – 300

Heteromera – 364

Heteroneura = Frenatae – 387

*Heteropeza* WINNERTZ, 1846 [Dipt., Cecidomyiidae] – 516

– *pygmaea* WINNERTZ, 1846 – 276, 277\*

Heteroptera – 165, 223, 296, 343

Heteropteroidea – 296  
 Heterothripidae – 340  
 Heterodinae [Salt., Tettigoniidae] – 159  
*Hexagenia* WALSH, 1863 [Ephem., Ephemeridae] – 310\*  
*Hilara* MEIGEN, 1822 [Dipt. Empididae] – 90  
 – *borealis* OLDENBURG, 1915 – 271  
 – *maura* (FABRICIUS, 1781) – 271  
 – *sartor* BECKER, 1888 – 271  
*Hipparchia* FABRICIUS, 1807 [Lep., Nymphalidae]  
 – *semele* (LINNAEUS, 1758) – 127, 143  
 Hippoboscidae, Lausfliegen – 261, 398, 415, 484, 541  
*Hirsutis* HAENSCH, 1909 [Lep., Nymphalidae]  
 – *pseudonyma* (STAUDINGER, 1894) – 513\*  
 Histeridae (Histeroidea), Stutzkäfer – 364, 456  
 Hodotermitidae – 326, 471  
 Holometabola – 217, 296, 359, 422  
 Holoptilinae [Het., Reduviidae] – 483, 484\*, 510  
 Homeodactyla (= Tabanomorpha) – 398  
 Homilopsocidaea – 331  
 Homoeogamiidae [Blattodea] – 328  
 Homoneura (= Jugatae) – 387  
 Homoptera, Pflanzensauger – 168, 344  
*Hoplocampa* HARTIG, 1837 [Hym., Tenthredinidae], Pflaumensägewespe – 496\*  
 Hoplopleuridae – 334  
 Hoplostomatoptera – 387  
 Hormaphidinae [Hom., Aphidina, Thelaxidae] – 502  
*Hyalophora* DUNCAN, 1841 [Lep., Saturniidae]  
 – *cecropia* (LINNAEUS, 1758) – 132, 252  
*Hybophthirus* ENDERLEIN, 1909 [Anoplura, Hoplopleuridae]  
 – *notophallus* (NEUMANN, 1909), Erdferkellaus – 338  
 Hydrocorisae (= Cryptocerata), Wasserwanzen – 165, 343  
*Hydrometra* LATREILLE, 1796 [Het., Hydrometridae] – 357\*, 462\*, 483  
 Hydrometridae – 343, 345, 357, 418  
 Hydrophilidae, Kolbenwasserkäfer – 90, 239, 364, 419, 461  
 Hydrophiloidea – 364  
*Hydrophilus* GEOFFROY, 1762 [Col., Hydrophilidae] – 115, 191, 196, 197\*, 419  
 Hydropsychidae – 383  
 Hydroscaaphidae – 363  
*Hyloicus* HÜBNER, 1822 [Lep., Sphingidae]  
 – *pinastri* (LINNAEUS, 1758), Kiefernswärmer – 543  
*Hylotrupes* SERVILE, 1834 [Coll., Cerambycidae]  
 – *bajulus* (LINNAEUS, 1758), Hausbockkäfer – 96\*, 100, 429, 449, 450, 451, 452, 544, 545  
 Hymenopodidae – 326  
 Hymenoptera, Hautflügler – 154, 288, 296, 376–383  
 Hymenopteroidea – 376  
 Hypermastigidae [Protozoa, Flagellata, Polymastigina, Darmsymbionten der Termiten] – 508  
*Hypoderma* LATREILLE, 1818 [Dipt., Oestridae]  
 – *bovis* (LINNAEUS, 1758), Rinderdasselfliege – 541  
*Hyponomeuta* SODOFFSKY, 1837 (= *Yponomeuta* LATREILLE, 1796) – 240, 430  
 Hyponomeutidae (Hyponomeutoidea) – 387  
*Hystrihopsylla* TASCHENBERG, 1880 [Siph., Histrychopsyllidae]  
 – *talpae* (CURTIS, 1826), Maulwurfsfloh – 409  
 Hystrihopsyllidae – 409



Ibalidae – 376  
 Ichneumonidae, echte Schlupfwespen – 376, 377, 382  
 Ichneumonoidea – 376  
*Idexthis* FÖRSTER, 1868 [Hym., Ichneumonidae] – 192  
*Idolomantis* UVAROV, 1940 [Mant., Empusidae]  
 – *diabolica* (SAUSSURE, 1869), Teufelsblume – 326, 511  
*Icerya* SIGNORET, 1874 [Hom., Coccina, Margarodidae]  
 – *purchasi* MASKELL, 1898 – 86, 176, 263, 274, 466, 548  
 Inaequipalpia – 384, 385  
 Incurvariidae – 387  
 Incurvaroidea – 387  
 Inocelliidae – 361  
 Insecta – 285 (Kennzeichen)  
*Inostemma* HALIDAY, 1833 [Hym., Terebrantes, Platygasterinae] – 219\*  
*Iphiclides* HÜBNER, 1819 [Lep., Papilionidae]  
 – *podalirius* (LINNAEUS, 1758), Segelfalter – 75  
*Iridiomyrmex* MAYR, 1862 [Hym., Myrmicidae]  
 – *cordatus* (SMITH, 1858) – 507  
 Ischnocera – 20, 334, 335\*, 337–340, 415  
 Ischnopsyllidae, Fledermausflöhe – 409  
 Isoptera, Termiten – 184, 261, 296, 372\*, 326–330, 450, 455, 471–474, 508, 509, 525  
 Isotomidae – 303  
  
*Janus* STEPHENS, 1835 [Hym., Symphyta, Cephidae] – 219\*  
 Japygidae – 300, 301\*, 302  
*Japyx* HALIDAY, 1864 [Diplura, Japygidae] – 225, 301\*, 302  
 Jassidae s. Cicadellidae – 344  
 Jugatae – 386, 387, 391, 392\*, 394  
  
*Kallima* WESTWOOD, 1850 [Lep., Nymphalidae]  
 – *inachus* (CRAMER, 1775) – 40\*, 511  
*Kaloterme* HAGEN, 1853 [Isopt., Kalotermitidae]  
 – *flavicollis* (FABRICIUS, 1793) – 169, 455, 473\*  
 Kalotermitidae – 100, 326, 471  
*Karschiella* VERHOEFF, 1902 [Dermaptera, Karschiellidae früher ein Teil der Pygidicranidae]  
 – 324  
*Keyacris* REHN, 1952 [Salt., Caelifera, Eumasticidae]  
 – *scurra* REHN, 1952 – 265  
  
*Labidura* LEACH, 1815 [Dermaptera, Labiduridae]  
 – *riparia* (PALLAS, 1773) – 324  
 Labiduridae – 323  
 Labiidae – 323  
 Lacciferidae s. Tachardiinae – 85  
*Lachesilla* WESTWOOD, 1830 [Cop., Lachesillidae] – 332\*  
 Lachesillidae – 331  
 Lachnidae, Baum- und Rindenläuse – 345  
 Laemobothriidae – 334  
*Laemobothrium* NITZSCH, 1818 [Ischnocera, Laemobothriidae] – 337  
 Lamellicornia, Blatthornkäfer – 198, 199\*, 219\*, 227, 268, 269\*, 282, 364, 365, 366, 367  
 Lampyridae, Leuchtkäfer – 152, 222, 268, 364, 368, 372, 416, 417, 522  
*Lasiocampa* SCHRANK, 1802 [Lep., Lasiocampidae]  
 – *quercus* (LINNAEUS, 1758), Eichenspinner – 36

Lasiocampidae, Glucken – 114, 387  
*Lasius* FABRICIUS, 1805 [Hym., Formicidae]  
 – *brunneus* (LATREILLE, 1798) – 481  
*Laspeyresia* HÜBNER, 1825 [Lep., Tortricidae]  
 – *pomonella* (LINNAEUS, 1758), Apfelwickler, Obstmade – 438\*, 439, 496\*, 548  
 Lauxaniidae – 398  
 Lathridiidae, Moderkäfer – 364  
*Lebia* LATREILLE, 1802 [Col. Carabidae]  
 – *scapularis* (FOURCROY, 1785) – 90, 218, 221  
 Lecaniidae – 278, 345, 354, 466, 508  
*Lecanium* s. *Coccus hesperidum*  
 Lepiceridae – 363  
*Lepidochora* GEBIEN, 1938 [Col., Tenebrionidae]  
 – *eberlanzi* GEBIEN, 1938 – 424\*  
 Lepidopsocidae – 331  
 Lepidoptera, Schmetterlinge – 90, 154, 219\*, 221\*, 296, 386–395  
*Lepidosaphes* SHIMER, 1868 [Hom., Coccina, Diaspididae]  
 – *ulmi* (LINNAEUS, 1758) – 89, 91, 274, 352\*  
 Lepidotrichidae – 307, 308  
*Lepinotus* VON HEYDEN, 1850 [Cop., Trogidae] – 334  
*Lepisma* LINNAEUS, 1758 [Zygentoma, Lepismatidae]  
 – *saccharina* LINNAEUS, 1758, Silberfischchen – 134, 185, 306, 308\*  
*Lepismachilis* VERHOEFF, 1910 [Archaeognatha] – 96\*  
 Lepismatidae – 307  
*Leptinotarsa* DEJEAN, 1835 [Col., Chrysomelidae]  
 – *decemlineata* (SAY, 1858), Kartoffelkäfer – 209, 259, 439, 516, 538, 544, 545  
*Leptinus* MÜLLER, 1817 [Col., Staphylinidae] – 407  
 Leptoceridae – 383  
 Leptomonas [die im Darm von Wirbellosen lebende, eingeißelige und membranlose Form  
 der bei Wirbeltieren sich intrazellulär entwickelnden, pathogenen, geißellosen *Leish-*  
*mania*-Arten, Trypanosomatidae, Flagellata, Protozoa] – 487  
*Leptopalpus* GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1844 [Col., Meloidae] – 367  
 Leptophlebiidae, Leptophlebioidea – 309  
*Leptopsylla* JORDAN & ROTHSCILD, 1911 [Siph., Leptopsyllidae]  
 – *segnis* (SCHÖNHERR, 1816), Hausmausfloh – 409  
 Leptopsyllidae (= Ctenopsyllidae) – 409  
*Leptothorax* MAYR [Hym., Myrmicidae] 1855 – 192  
 – *acervorum* (FABRICIUS, 1793) – 486  
*Lestes* LEACH, 1815 [Odon., Zygoptera, Lestidae] – 314\*, 461\*  
*Leucania* OCHSENHEIMER, 1816 [Lep., Noctuidae] – 471  
 Leuctridae – 316  
*Libellula* LINNAEUS, 1758 [Odon., Anisoptera, Libellulidae] – 30, 74  
 Libellulidae, Libelluloidea – 312, 315, 316  
 Limacodidae s. Cochliidiidae  
 Limnobiidae s. Limoniidae  
 Limnophilidae – 384\*, 386  
 Limoniidae (= Limnobiidae), Stelzenmücken – 398  
*Limulus* MÜLLER, 1785, Molukkenkrebs [Chelicerata, Merostomata, Xiphosura, Schwert-  
 schwänze] – 127  
 Linognathidae – 334  
*Lipara* MEIGEN, 1830 [Dipt., Chloropidae]  
 – *lucens* MEIGEN, 1830 – 500, 502  
*Lipoptena* NITZSCH, 1818 [Dipt., Hippoboscidae]  
 – *cervi* (LINNAEUS, 1758), Rehlausfliege – 415

- Liposcelidae – 331  
*Liposcelis* MOTSCHULSKI, 1853 [Cop., Liposcelidae] – 80, 331, 333  
 – *bostrychophilus* BADONNEL, 1931 – 440  
 – *knullei* BROADHEAD, 1970 – 440  
 – *rufus* BROADHEAD, 1950 – 440  
*Liriomyza* MIK, 1894 [Dipt., Agromyzidae]  
 – *eupatorii* (KALTENBACH, 1872) – 493\*  
 – *strigata* (MEIGEN, 1830) – 494  
*Lissorhoptrus* LECONTE, 1876 [Col., Curculionidae] – 90  
*Litomastix* THOMSON, 1875 [Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae] – 262  
*Lobesia* GUENÉE, 1845 [Lep., Tortricidae]  
 – *botrana* (SCHIFFERMÜLLER, 1776), Bekreuzter Traubenwickler – 444, 445\*, 528  
*Locusta* LINNAEUS, 1758 [Salt., Caelifera, Acrididae]  
 – *migratoria* LINNAEUS, 1758, Europäische Wanderheuschrecke – 28, 29, 158, 468  
 – *migratoria migratorioides* REICHE & FAIRMAIRE, 1847 – 171\*, 249  
*Lomasipilis* HÜBNER, 1825 [Lep., Geometridae]  
 – *marginata* (LINNAEUS, 1758) – 27\*  
 Lonchopteridae (Lonchopteroidea) – 398  
*Loxostege* HÜBNER, 1825 [Lep., Pyralidae]  
 – *sinualis* HAMPSON, 1900 – 462\*  
 Lucanidae, Hirschkäfer – 364, 367  
*Lucanus* SCOPOLI, 1763 [Col., Lucanidae]  
 – *cervus* (LINNAEUS, 1758) – 74, 90, 269\*, 444, 455  
*Lucilia* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 [Dipt., Calliphoridae] – 31, 99, 220\*, 231, 518  
 – *sericata* (MEIGEN, 1826) – 199\*, 456  
 Lycaenidae, Bläulinge – 25, 32, 269, 364, 387, 482  
 Lyctidae, Splintholzkäfer – 364, 455  
*Lyctus* FABRICIUS, 1792 [Col., Lyctidae] – 451  
 Lygaeidae – 343  
*Lymantria* HÜBNER, 1822 [Lep., Lymantriidae]  
 – *dispar* (LINNAEUS, 1758), Schwammspinner – 176, 246, 267\*, 269\*, 270, 448, 449\*, 460, 529, 538, 544  
 – *monacha* (LINNAEUS, 1758), Nonne – 449, 450, 489, 491\*, 533, 544  
 Lymantriidae, Trägs spinner – 83, 268, 269\*, 387, 541  
 Lymexylonidae (Lymexylonoidea), Werftkäfer – 364, 454, 506  
*Lyonetia* HÜBNER, 1825 [Lep. Lyonetiidae]  
 – *clerkella* (LINNAEUS, 1758) – 493\*  
 Lyonetiidae [Familie der Tineoidea]  
*Lysandra* HEMMING, 1933 [Lep., Lycaenidae]  
 – *nivescens* (KEFERSTEIN, 1851) – 263  
*Lytta* FABRICIUS, 1775 [Col., Meloidae]  
 – *vesicatoria* (LINNAEUS, 1758), Spanische Fliege – 540  
 Machaerotinae [Hom., Auchenorrhyncha, Cercopidae] – 103  
 Machilidae – 149\*, 271, 306, 307\*  
*Machilis* VERHOEFF, 1910 [Archaeognatha, Machilidae] – 198, 306  
*Machimus* LOEW, 1849 [Dipt., Asilidae] – 220\*  
*Macracanthorhynchus* TRAVASSOS, 1916 [Acanthocephala, Oligacanthorhynchidae]  
 – *hirudinaceus* (PALLAS, 1781), Riesenkratzer (= *Echinorhynchus gigas* BLOCH) [erwachsener Wurm bis 47 cm lang besonders im Dünndarm des Schweines, Hakenlarven in der Leibeshöhle von Käferlarven wie *Cetonia*, *Melolontha* u. a. m.] – 487  
*Macrocentrus* CURTIS, 1833 [Hym., Braconidae] – 262  
*Macrocephalus* SWEDERUS, 1787 [Het., Phymatidae]  
 – *notatus* WESTWOOD, 1841 – 356\*

*Macroglossum* SCOPOLI, 1776 [Lep., Sphingidae], Taubenschwanz – 74, 170\*, 387  
 Macrolepidoptera, Großschmetterlinge – 386  
*Macrotermes* HOLMGREN, 1912 [Isoptera, Termitidae]  
   – *bellicosus* (SMEATHMAN, 1781) – 169, 327\*, 430, 472  
   – *subhyalinus* (RAMBUR, 1842) – 480\*  
 Macrotermitidae [Isoptera, Termitidae] – 2, 450  
*Magiccada* DAVIS, 1925 [Hom., Cicadidae]  
   – *septemdecim* (LINNAEUS, 1758) – 229\*, 282, 463\*  
 Maindroniidae PACLT, 1963 – 307  
 Malacodermata (S. Cantharoidea) – 364, 366  
 Malacopsyllidae (Malacopsylloidea) – 409  
*Malacosoma* HÜBNER, 1816 [Lep., Lasiocampidae] – 430  
   – *disstria* HÜBNER, 1916 – 434  
   – *neustria* (LINNAEUS, 1758) – 460, 461\*, 489  
 Mallophaga – 273, 335\*, 415, 416, 509, 541  
 Mandibulata – 283, 284  
*Manica* JURINE, 1807 [Hym., Myrmicidae]  
   – *bradleyi* WHEELER, 1909 – 478  
   – *mutica* EMERY, 1895 – 478  
 Mantidae – 326, 416  
*Mantis* LINNAEUS, 1758 [Mant., Mantidae]  
   – *religiosa* LINNAEUS, 1758, Gottesanbeterin – 29, 327\*  
*Mantispa* ILLIGER, 1798 [Planipennia, Mantispidae] – 361\*  
 Mantispidae, Fanghafte – 361, 362  
 Mantodea, Fangheuschrecken, Gottesanbeterinnen – 296, 326–330  
 Margarodidae – 466  
*Margarodes polonicus* s. *Porphyrophora*  
*Margaronia* HÜBNER, 1825 [Lep., Pyralidae]  
   – *marinata* (FABRICIUS, 1794) – 528  
*Mastotermes* FROGGATT, 1896 [Isoptera, Mastotermitidae]  
   – *darwiniensis* FROGGATT, 1896 – 327\*, 329  
 Mastotermitidae – 326, 328, 471  
*Matsucococcus* COCKERELL, 1909 [Hom., Coccina, Margarodidae] – 278  
*Mayetiola* KIEFFER, 1896 [Dipt., Cecidomyiidae]  
   – *poae* (BOSC, 1817) – 500  
*Meconema* SERVILLE, 1831 [Salt., Ensifera, Tettigoniidae]  
   – *thalassinum* (DE GEER, 1771), Eichenschrecke – 119\*  
 Mecoptera, Schnabelhafte – 90, 154, 168, 226, 296, 395–398, 396\*  
 Mecopteria – 383  
 Mecopteroidea – 296  
 Megachilidae, Blattschneiderbienen – 376  
 Megaloptera, Schlammfliegen – 154, 221, 296, 361, 362, 363  
 Megalopygidae – 88, 387, 541  
*Meganeura* BRONGNIART, 1885 [Protodonata]  
   – *monyi* (BRONGNIART, 1883) – 299  
 Megasecoptera – 286, 288  
 Meinertellidae – 306  
*Meinertzhageniella* EICHLER, 1940 [Ischnocera, Philopteridae]  
   – *lata* (PIAGET, 1880) – 278  
   – *schubarti* EICHLER, 1941 – 278  
*Melanophila* ESCHSCHOLTZ, 1829 [Col., Buprestidae]  
   – *californica* VAN DYKE, 1918 – 526  
*Melanoplus* STÅL, 1873 [Salt., Acrididae] – 185, 201, 435  
*Melasoma* STEPHENS, 1834 [Col., Chrysomelidae] – 223



*Meligethes* STEPHENS, 1830 [Col., Nitidulidae]  
 – *aeneus* (FABRICIUS, 1775), Rapsglanzkäfer – 545  
 Meliponini, Stachellose Bienen – 376, 475, 476  
*Meloë* LINNAEUS, 1758 [Col., Meloidae] – 368  
 – *majalis* LINNAEUS, 1758 – 222  
 Meloidae, Blasenkäfer – 159, 222, 364, 372, 441, 480, 486, 540, 541  
*Melolontha* FABRICIUS [Col., Scarabaeidae] – Maikäfer – 74, 191, 273, 282, 369\*  
 – *melolontha* (LINNAEUS, 1758), Feldmaikäfer – 450  
 Melittinae [Hym., Apioidea], Sägehornbienen – 376  
*Melophagus* LATREILLE, 1802 [Dipt., Hippoboscidae]  
 – *ovinus* (LINNAEUS, 1758), Schaflausfliege – 151, 541  
*Melophorus* LUBBOCK, 1883 [Hym., Formicidae]  
 – *bagoti* LUBBOCK, 1883 – 477  
 Membracidae, Buckelzirpen – 344, 349, 481  
*Membracis* FABRICIUS, 1775 [Hom., Membracidae]  
 – *tectigera* STOLL, 1788 – 355\*  
 Mengenillidae – 222, 272, 280, 372, 373\*, 375, 376  
 Mengenillidia – 372  
 Menoponidae – 334  
*Meropachys* BURMEISTER, 1835 [Het., Coreidae] – 356\*  
 Meropeidae – 395  
 Merothripidae – 340  
 Mesopsocidae – 331  
 Mesoveliidae – 343  
*Messor* FOREL, 1890 [Hym., Myrmicidae], Ernteameisen – 477  
 Metallyticidae – 326  
*Metoecus* DEJEAN, 1834 [Col. Rhipiphoridae] – 486  
*Miastor* MEINERT, 1864 – 180, 276, 280  
*Micranurida* BÖRNER, 1901 [Collembola, Onychiuridae]  
 – *sexpunctata* HANDSCHIN, 1924 – 304\*  
 Microcoryphia s. Archaeognatha  
 Microlepidoptera, Kleinschmetterlinge – 386  
 Micromalthidae – 363, 372  
*Micromalthus* LECONTE, 1878 [Col., Micromalthidae]  
 – *debilis* LECONTE, 1878 – 276  
 Micropterygidae, Urmotten – 221, 387  
 Micropterygoidea – 387  
 Microsporidia [Protozoa, Sporozoa, deren Sporen 1 ausschnellbare Polkapsel besitzen] – 487  
 Milichiidae – 456  
*Mindarus* KOCH, 1856 [Hom., Aphidina, Thelaxidae] – 359, 516  
 Miridae (= Capsidae), Blind- oder Weichwanzen – 343, 344\*, 345, 347  
 Mnesarchaeidae – 387  
*Monochamus* DEJEAN, 1821 [Col., Cerambycidae]  
 – *galloprovincialis* (OLIVIER, 1795) – 451  
*Monomorium* MAYR, 1855 [Hym., Myrmicidae]  
 – *pharaonis* (LINNAEUS, 1758), Pharaomeise – 541  
 Monotrysia – 386, 387, 391  
 Mordellidae, Stachelkäfer – 364  
 Morphinae [Lep., Nymphalidae] – 30, 32, 387  
*Morpho* FABRICIUS, 1807 [Lep. Nymphalidae] – 25, 391  
*Musca* LINNAEUS, 1758 [Dipt., Muscidae] – 74, 174, 219\*, 403\*, 404  
 – *domestica* LINNAEUS, 1758, Stubenfliege – 86, 113, 125\*, 206\*, 273, 461, 488, 541  
 – *larvipara* PORTSCHISKY, 1910 – 279  
 Muscidae – 198, 241, 398, 402, 403\*

*Muscina* ROBINEAU – DESVOIDY, 1830 [Dipt., Muscidae]  
 – *stabulans* (FALLÉN, 1816) – 456  
 Mutillidae, Bienen- oder Spinnenameisen – 376, 380, 486  
 Mycetophilidae, Pilzmücken – 398, 401, 490  
 Mymaridae, Zwergwespen – 75, 299, 376  
 Myriapoda (Myriopoda) – 53, 283  
*Myrmecalydus* BERG, 1883 [Het., Coreidae] – 289\*  
*Myrmecophyes* FIEBER [Het., Miridae]  
 – *alboornatus* (STÅL, 1858) – 289\*  
*Myrmeleon* LINNAEUS, 1767 [Planipennia, Myrmeleonidae]  
 – *formicarius* (LINNAEUS, 1767), Ameisenlöwe – 91, 140, 220, 227, 238\*, 241, 419, 420\*, 421,  
 461, 515, 531  
 Myrmeleonidae – 61\*, 361, 362, 363  
 Myrmicidae, Knotenameisen – 376, 380\*, 478  
 Myxophaga – 363  
  
 Nabidae, Sichelwanzen – 343, 345, 416  
*Nabis* LATREILLE, 1802 [Het., Nabidae]  
 – *flavomarginatus* SCHOLTZ, 1846 – 463\*  
*Najacoccus* GREEN, 1919 [Hom., Coccina, Pseudococcidae]  
 – *serpentinus* GREEN, 1919 – 540  
 Nannolepidoptera – 387  
 Nanopsocetae – 331  
*Nasutitermes* DUDLEY, 1890 [Isoptera, Termitidae] – 477  
 Nasutitermitinae [Isoptera, Termitidae] – 328, 483  
 Naucoridae, Schwimmwanzen – 343, 349, 416  
*Neanias* BRUNNER VON WATTENWYL, 1888 [Salt., Ensifera, Gryllacrididae] – 89  
*Necrophorus* FABRICIUS, 1792 [Col., Silphidae] – 115\*, 116\*, 456, 466  
*Neides* LATREILLE [Het., Berytidae] – 357\*  
 Nematocera – 221, 227, 228, 398, 399\*, 402, 404, 407  
 Nematodes [Nemathelminthes] – 487, 535  
*Nematus* JURINE, 1807 [Hym., Symphyta, Tenthredinidae] – 21  
*Nemognatha* ILLIGER, 1807 [Col., Meloidae] – 367  
 Nemopteridae – 361  
*Nemoura* PICTET, 1842 [Plecoptera, Nemouridae] – 317, 318  
 Nemouridae – 316, 317  
*Neodiprion* ROHWER, 1918 [Hym., Symphyta, Diprionidae] – 219\*  
 – *banksianae* ROHWER, 1918 – 434, 467  
*Neoheegeria* SCHMUTZ, 1909 [Thysanoptera, Phlaeothripidae]  
 – *verbasci* OSBORN, 1896 – 274  
 Neoptera – 286, 296, 316  
 Neopseustidae – 387  
*Neotermes* HOLMGREN, 1911 [Isoptera, Kalotermitidae]  
 – *tectonae* (DAMMERMAN, 1915) – 502  
*Nepa* LINNAEUS, 1758 [Het., Nepidae]  
 – *rubra* LINNAEUS, 1758 (= *cinerea* LINNAEUS) – 348\*, 463\*  
 Nepidae, Wasserskorpione – 118, 343, 349, 351, 356, 416, 417  
 Nepticulidae (= Stigmellidae) – 387  
 Neuropteroidea – 296, 361  
*Neuroterus* HARTIG, 1840 [Hym., Cynipidae] – 276  
 – *fumipennis* HARTIG, 1841 – 501\*  
 – *numismalis* (OLIVIER, 1790) – 501\*  
 – *quercusbaccarum* (LINNAEUS, 1758) – 501\*  
 Nicoletiidae – 307, 308

- Niptus* BOIELDIEU, 1856 [Col., Ptinidae]  
 – *hololeucus* BOIELDIEU, 1856, Messingkäfer – 90, 544  
 Nitidulidae, Glanzkäfer – 364  
 Noctuidae, Eulen – 38\*, 387, 478  
 Noctuoidea – 393  
*Nomada* SCOPOLI, 1770 [Hym., Andrenidae] – 486  
*Nomadacris* UVAROV, 1924 [Salt., Caelifera, Acrididae]  
 – *septemfasciata* (AUDINET-SERVILLE, 1839) – 468  
*Nosema* NAEGLI, 1857 [Protozoa, Sporozoa, Microsporidia, Nosematidae]  
 – *apis* ZANDER, 1909 – 487  
 – *bombycis* NAEGLI, 1857 – 487  
 Notodontidae, Zahnspinner – 387  
*Notonecta* LINNAEUS, 1758 [Het., Notonectidae] – 126, 180, 187, 193, 212\*  
 Notonectidae, Rückenschwimmer – 343, 349  
 Notoptera – 296, 321, 322\*  
*Nycteribia* LATREILLE, 1796 [Dipt., Nycteribiidae]  
 – *biarticulata* HERMANN, 1804 – 406\*  
 Nycteribiidae, Fledermausfliegen – 398, 415, 484  
*Nymphopsocus destructor* ENDERLEIN, 1903 s. *Psyllipsocus*  
 Nymphalidae, Fleckenfalter – 30, 220\*, 387  
*Nymphalis* LINNAEUS, 1758 [Lep., Nymphalidae] – 220\*  
*Nyssia* DUPONCHEL, 1829 [Lep., Geometridae]  
 – *zonaria* SCHIFFERMÜLLER, 1776 – 176  
  
 Odonata, Libellen – 42\*, 55, 72, 154, 185, 203\*, 272, 287, 288, 296, 309\*, 416, 417, 448, 538  
 Odonatoptera – 312  
*Odontotermes* HOLMGREN, 1912 [Isoptera, Termitidae]  
 – *redemanni* (WASMANN, 1893) – 19  
*Oecanthus* SERVILE, 1831 [Salt., Ensifera, Gryllidae]  
 – *pellucens* (SCOPOLI, 1763), Weinhähnchen – 197\*, 463\*  
 Oecophoridae – 387  
*Oecophylla* SMITH, 1860 [Hym., Formicidae] – 90  
 – *smaragdina* (FABRICIUS, 1775), Weberameise – 477  
 Oedemeridae – 541  
 Oedipodinae [Salt., Caelifera, Acrididae] – 75, 468  
 Oestridae, Dasselfliegen – 398, 461, 485, 541  
*Oligarces paradoxus* MEINERT, 1865 s. *Heteropeza pygmaea*  
*Oligoneuria* PICTET, 1845 [Ephem., Oligoneuriidae] – 311  
 Oligoneuriidae – 309  
*Oligotoma* WESTWOOD, 1837 [Embiodea]  
 – *saundersii* WESTWOOD, 1837 – 319\*  
*Onthophagus* LATREILLE, 1802 [Col., Scarabaeidae] – 463  
 Onychiuridae – 303  
 Onychophora [ca. 15 Gattungen umfassende Arthropodenklasse von Australien, Südasien, Südamerika und Südafrika. Raupenförmig mit undeutlich abgesetztem Kopf, einem Paar geringelter Antennen, 13–14 Körpersegmenten mit je einem Paar zweikralliger Beine (Oncopoden), Tracheenatmer] – 51  
*Ophyra* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 [Dipt., Muscidae]  
 – *leucostoma* (WIEDEMANN, 1817) – 456  
 Opisthogoneata (Chilopoda + Insecta) – 283  
*Oreta* WALKER, 1855 [Lep., Drepanidae]  
 – *carnea* WARREN, 1923 – 528  
*Orgyia* LEFEBVRE, 1826 [Lep., Lymantriidae] – 268, 274, 392  
 Orneodidae, Geistchen – 387

*Ornithomyia* LATREILLE, 1802 [Dipt., Hippoboscidae] – 29  
 – *avicularia* (LINNAEUS, 1758), Vogellausfliege – 480\*  
*Orthezia* BOSC, 1784 [Hom., Coccina, Ortheziidae] – 85, 352\*, 466  
 Ortheziidae, Röhrenschildläuse – 345  
 Orthopteroidea, Geradflügler – 164, 296, 318, 320  
 Orthopteromorpha – 296  
 Orthorrhapha, Spaltschläufer – 399\*, 401–407  
*Oryctes* ILLIGER, 1798 [Col., Dynastidae]  
 – *nasicornis* (LINNAEUS, 1758), Nashornkäfer – 96\*  
 Oryssidae – 376  
*Oryzaephilus* GANGLBAUER, 1899 [Col. Cucujidae]  
 – *surinamensis* (LINNAEUS, 1758), Getreideplattkäfer – 527  
*Ostrinia* HÜBNER, 1825 [Lep. Pyralidae]  
 – *nubilalis* (HÜBNER, 1785), Maiszünsler – 544  
*Otiorrhynchus* GERMAR, 1824 [Col., Curculionidae] – 274, 517  
*Oxycarenus* FIEBER, 1836 [Het., Lygaeidae]  
 – *hyalipennis* COSTA, 1838 – 516, 519  
*Oxylobus* STÅL, 1870 [Het., Pentatomidae]  
 – *nigromarginatus* (STÅL, 1863) – 355\*  
 Pachytroctidae – 331  
 Palaeodictyoptera – 286, 287\*, 288, 345  
*Palaeopsylla* WAGNER, 1903 [Siph., Hystrichopsyllidae] – 409  
 Palaeoptera – 286, 288, 296, 309  
 Palaeosetidae – 387  
 Palingeniidae – 309  
*Palomena* MULSANT & REY, 1866 [Het., Pentatomidae]  
 – *prasina* (LINNAEUS, 1761) – 498  
 Pamphagidae – 321  
 Pamphilidae, Gespinstblattwespen – 90, 376, 383  
*Panolis* HÜBNER, 1822 [Lep., Noctuidae]  
 – *flammea* (SCHIFFERMÜLLER, 1776), Forleule – 449, 533, 543, 544  
*Panorpa* LINNAEUS, 1758 [Mecoptera, Panorpidae], Skorpionsfliege – 97, 99, 271, 397, 398, 417  
 Panorpidae – 395, 396\*, 397  
*Panzeria* ROBINEAU-DESVOIDY, 1898 [Dipt., Tachinidae]  
 – *rudis* (FALLÉN, 1810) – 278  
*Papilio* LINNAEUS, 1758 [Lep., Papilionidae] – 391  
 – *peranthus* FABRICIUS, 1787 – 31\*  
 – *xuthus* LINNAEUS, 1767 – 30  
 Papilionidae, Papilionoidea, Edelfalter – 30, 32, 36, 38\*, 83, 387  
*Param(a)ecium* MÜLLER, 1773, Pantoffeltierchen [Protozoa, Ciliata, Wimpertierchen, Infusorien, Holotricha. Der spindelförmige Körper dieses Einzellers wird bis zu 0,3 mm lang] – 299  
 Parametabola s. Paraneoptera  
 Paraneoptera (= Parametabola) – 296, 330  
*Paranthrophilon* NOESSKE, 1914 [Col., Silphidae]  
 – *spelaebatooides* NOESSKE, 1914 – 423\*  
 Paraplecoptera – 318  
*Paraonyx* HÜBNER, 1825 [Lep., Pyralidae] – 389  
*Paravespula* BLÜTHGEN, 1943 [Hym., Vespidae]  
 – *germanica* (FABRICIUS, 1793) – 475\*  
 Passalidae, Zuckerkäfer – 364, 466  
 Paurometabola (= Polyneoptera) – 286, 287, 296, 318  
 Paussidae – 364, 482



*Pediculus* LINNAEUS, 1758 [Anoplura, Pediculidae] – 117, 212, 336\*  
 – *humanus* LINNAEUS, 1758 *capitis* DE GEER, 1778, Kopflaus – 462\*  
 – – *humanus* LINNAEUS, 1758 (= *corporis* DE GEER, 1778), Kleiderlaus – 468  
 Peleciniidae – 376  
 Peloridiidae, Peloridiidina – 342, 343\*  
*Peloridium* BREDDIN, 1897 [Hemiptera, Peloridiidina]  
 – *hammoniorum* BREDDIN, 1897 – 342, 343\*  
 Pemphigidae, Blasenläuse – 261, 278, 345, 357, 359, 462, 500, 502, 516  
 Pentastomida, Zungenwürmer [in den Atemwegen von Wirbeltieren entparasitische Arthropoden] – 51  
*Pentatoma* OLIVIER, 1789 [Het., Pentatomidae]  
 – *rufipes* (LINNAEUS, 1758) – 22\*  
 Pentatomidae – 88, 199\*, 343, 460, 462\*  
 Pentatomorpha 343, 345  
*Periclistus* FÖRSTER, 1869 [Hym., Cynipidae] – 480  
*Perillus* FABRICIUS, 1775 [Het., Pentatomidae]  
 – *bioculatus* FABRICIUS, 1775 – 259\*  
 Periphyllini [Hom. Aphidina, Chaitophoridae] – 359  
*Periphyllus* VAN DER HOEVEN, 1863 [Hom. Aphidina, Chaitophoridae] – 441, 459, 516, 517, 518  
*Periplaneta* BURMEISTER, 1838 [Blattodea, Blattidae]  
 – *americana* (LINNAEUS, 1758), Amerikanische Schabe – 15, 21, 94\*, 108, 132, 133, 156, 232, 449, 478  
 Peripsocidae – 331  
*Perla* GEOFFROY, 1764, [Plec., Perlidae] – 273  
 – *marginata* (PANZER, 1799) – 273  
 Perlaria s. Plecoptera  
 Perlidae – 316  
 Perlodidae – 316  
 Perloidea – 316  
*Perrhybris* HÜBNER, 1816 [Lep., Pieridae]  
 – *pyrrha* (FABRICIUS, 1775) – 513\*  
*Phaethra* HÜBNER, 1820 [Lep., Noctuidae]  
 – *rumicis* (LINNAEUS, 1758), Ampfereule – 442  
 Phasmatidae – 323  
 Phasmatodea – 296  
 Phasmida (= Cheleutoptera), Gespenstheuschrecken – 46, 133, 322\*, 323, 324, 511  
*Pheidole* WESTWOOD, 1841 [Hym., Myrmicidae]  
 – *kingi* ANDRÉ, 1898 ssp. *instabilis* EMERY, 1901 – 380\*  
*Philaenus* STÅL, 1864 [Hom., Cercopidae]  
 – *spumarius* (LINNAEUS, 1758) – 499  
 – – ab. *fasciata* (FABRICIUS, 1787) – 33\*, 34\*  
 – – ab. *vittata* (FABRICIUS, 1794) – 33\*, 34\*  
*Philanthus* FABRICIUS, 1790 [Hym., Sphecidae] – 270  
*Philophylla* RONDANI, 1871 [Dipt., Trypetidae]  
 – *heraclei* (LINNAEUS, 1758), Sellerieflye – 20  
 Philopteridae – 334  
*Philosamia* GROTE, 1874 [Lep., Saturniidae]  
 – *cynthia* (DRURY, 1773) – 176, 242, 246, 247, 540  
 Phlaeothripidae – 340  
 Phlebotominae [Dipt., Psychodidae], Sandmücken – 398  
*Phlebotomus* RONDANI, 1840 [Dipt., Psychodidae]  
 – *papatasi* (SCOPOLI, 1786), Pappatacimücke – 439, 517  
 Phoridae, Buckelflye n, Phoroidea – 398, 405, 407, 482

Phryganeidae – 384  
 Phthiraptera, Tierläuse – 165, 198, 296, 331, 334, 335\*, 336\*, 415, 461  
*Phthirus* LEACH, 1817 (= *Phthirus* auct.) [Anoplura, Pediculidae]  
 – *pubis* (LINNAEUS, 1758), Filzlaus – 414\*, 415  
*Phyllaphis* KOCH, 1856 [Hom., Aphidina, Callaphididae]  
 – *fagi* (LINNAEUS, 1767) – 359, 518  
 Phylliidae – 321\*, 323  
*Phyllium* ILLIGER, 1798 [Phasmida, Phylliidae]  
 – *frondosum* REDTENBACHER, 1906 – 322\*  
*Phylloxera* BOYER DE FONSCOLOMBE, 1834 [Hom., Aphidina, Phylloxeridae] – 261, 498  
 Phylloxeridae, Zwergläuse – 261, 345, 347, 348, 350, 360\*, 500, 502  
*Phymata* LATREILLE, 1802 [Het., Phymatidae]  
 – *crassipes* (FABRICIUS, 1775) – 346\*, 356\*  
 Phymatidae – 343, 349, 356, 416  
*Phymatodes* MULSANT, 1839 [Col., Cerambycidae]  
 – *testaceus* (LINNAEUS, 1758) – 451  
 Physapoda s. Thysanoptera  
*Physostomum* NITZSCH, 1818 (= *Ricinus* DE GEER, 1778) [Amblycera, Ricinidae] – 335  
*Phytobius* SCHÖNHERR [Col., Curculionidae] – 153  
*Phytometra* HAWORTH, 1809 [Lep., Noctuidae]  
 – *gamma* (LINNAEUS, 1758) – 459  
*Phytomyza* HENDEL, 1920 [Dipt., Agromyzidae]  
 – *robustella* HENDEL, 1936 (= *crepidocercis* HERING, 1951) – 494  
*Phytonomus* SCHÖNHERR, 1823 [Col., Curculionidae] – 90  
 Phytophaga (= Chrysomeloidea) – 364  
 Pieridae, Weißlinge – 270, 387, 458  
*Pieris* SCHRANK, 1801 [Lep., Pieridae] – 21, 74, 219\*, 229, 391, 441  
 – *brassicae* (LINNAEUS, 1758), Kohlweißling – 30, 260, 542, 548  
 – *rapae* (LINNAEUS, 1758) Kleiner Kohlweißling, Rübenweißling – 549  
*Piesma* LEPELLETIER & SERVILLE, 1843 [Het., Tingidae]  
 – *quadrata* (FIEBER, 1832), Rübenwanze – 462\*, 488  
*Piophilala* FALLÉN, 1810, Käsefliege – 456  
 Piophilidae – 398  
 Pipunculidae – 398  
 Planipennia, Netzflügler – 90, 154, 219\*, 220\*, 296, 361, 362, 363, 416, 417  
*Planococcus* FERRIS, 1950 [Hom., Coccina, Pseudococcinae]  
 – *citri* (RISSE, 1813) – 269\*  
*Plasmodium* MARCHIAFAVA CELLI, 1885 [Sporozoa, Haemosporida], Malariaerreger  
 – *falciparum* (WELCH), Malaria tropica – 487  
 – *malariae* LAVERAN, Quartanafieber – 487  
 – *vivax* GRASSI & FELETTI, Tertianafieber – 487  
 Plataspididae, Buckelwanzen – 269, 343, 348, 351  
*Platycnemis* CHARPENTIER, 1840 [Odon., Zygoptera, Platycnemidae]  
 – *pennipes* (PALLAS, 1771) – 180, 187, 188\*, 193, 202\*, 204, 205, 209, 210\*, 211, 212\*  
*Platygaster* LATREILLE, 1809 [Hym., Platygasteridae] – 180, 181, 219\*  
 Platygasteridae – 262, 376, 377  
 Platypodidae – 454, 464, 466, 506  
 Platypsyllidae – 364  
*Platypsyllus* RITZEMA BOS, 1869 [Col., Platypsyllidae]  
 – *castoris* RITZEMA BOS, 1869, Biberfloh – 364, 414\*, 415  
*Platysamia* GROTE, 1865 [Lep., Saturniidae] – 249  
*Plega* NAVAS, 1928 [Planipennia, Mantispidae] – 362  
 Plecoptera (= Perlaria), Steinfliegen – 55, 189, 268, 287, 296, 316, 317, 318  
*Plesiocoris* FIEBER, 1861 [Het., Miridae]

- *rugicollis* (FALLÉN, 1807) - 497, 498\*
- Plodia* GUENÉE, 1845 [Lep., Pyralidae]
- *interpunctella* (HÜBNER, 1810-1813), Dörrobstmotte - 478
- Ploiaria* SCOPOLI, 1786 [Het., Reduviidae]
- *domestica* SCOPOLI, 1786 - 356\*
- Plusia* OCHSENHEIMER, 1816 [Lep., Noctuidae], Goldeule - 32
- Plutellidae, Plutelloidea - 387
- Podura* LINNAEUS, 1758 [Collembola, Poduridae]
- *aquatica* LINNAEUS, 1758 - 86, 304\*
- Poduridae LUBBOCK, 1873 - 303
- Polyctenidae WESTWOOD, 1874 - 181, 193, 278, 343, 345, 414\*, 415, 484
- Polyergus* LATREILLE, 1804 [Hym., Formicidae], Amazonenameise - 486
- Polygnotus* FOERSTER, 1856 [Hym., Platygasteridae] - 262
- Polymastigina [Protozoa, Flagellata] - 508
- Polymitarciidae - 309
- Polyneoptera s. Paurometabola
- Polyphaga - 364, 367\*, 368, 369\*, 370, 371, 372
- Polystoma* STEPHENS, 1835 [Col., Staphilinidae] - 221
- Pompilidae, Wegwespen (= Psammocharidae) - 376, 377, 381, 465
- Poneridae, Stachelameisen - 376
- Pontania* COSTA, 1859 - 502
- Popillia* STURM, 1826 [Col., Scarabaeidae] - 219\*
- *japonica* NEWMAN, 1838, Japankäfer - 438, 439
- Porphyrophora* BRANDT, 1833 (= *Margarodes*)
- *polonica* (LINNAEUS, 1758) - 540
- Praemachilidae - 306
- Proctotrupoidea (= Serphoidea) - 218, 219\*, 221, 376
- Progoneata - 283
- Projapygidae - 300, 301\*, 302
- Prolabia* BURR, 1911 [Dermaptera, Labiidae] - 278
- Pronuba yuccasella* RILEY, 1872 s. *Tegeticula alba*
- Prorhinotermes* SILVESTRI [Isoptera, Rhinotermitidae]
- *simplex* (HAGEN, 1858) - 327\*
- Proscopiidae - 321, 322\*
- Prosenia* LEPETIER [Dipt., Tachinidae]
- *siberita* FABRICIUS, 1775 - 279\*
- Prosopistomatoidea - 309
- Protentomidae - 302
- Protephemeroptera - 312
- Protodonata - 299, 316
- Protohymenoptera - 286
- Protophormia* TOWNSEND, 1908 [Dipt. Calliphoridae]
- *terraenovae* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 - 456
- Protoptera - 286
- Prototheoridae - 387
- Protura, Beintastler - 296, 302\*
- Pristiphora* LATREILLE, 1810 [Hym., Tenthredinidae]
- *abietina* (CHRIST, 1791) - 450
- Pselaphidae, Palpenkäfer - 364
- Psenulus* KOHL, 1896 [Hym., Crabronidae] - 90
- Psephenidae - 371
- Pseudococcus* WESTWOOD, 1839 [Hom., Coccina, Pseudococcidae] - 352\*, 466
- Pseudophaea* KIRBY, 1890 [Odon., Calopterygidae] - 314
- Pseudophonus* MOTSCHULSKY, 1844 [Col., Carabidae] - 86

*Pseudostrebla* DA COSTA LIMA, 1921 [Dipt., Streblidae]  
 – *ribeiroi* DA COSTA LIMA, 1921 – 406\*  
 Psilidae, Nacktfliegen – 398  
*Psilopa* FALLÉN, 1823 [Dipt., Ephydriidae]  
 – *petrolei* (COQUILLET, 1899) Petroleumfliege – 2  
*Psithyrus* LEPELETIER, 1833 – 381  
 Psocartropetae – 331  
 Psocetae – 331  
 Psocidae – 331  
 Psocoidea s. Corrodentia  
 Psocodea – 296  
 Psocomorpha – 331, 333, 334  
 Psychidae, Psychoidea, Sackträgermotten – 392  
 Psychidae – 222, 267, 268, 274  
 Psychodidae, Schmetterlingsmücken – 271, 398, 401, 405  
 Psychomyidae – 383  
 Psychodomorpha – 398  
*Psylla* GEOFFROY, 1762 [Hom., Psyllidae]  
 – *mali* (SCHMIDBERGER, 1836), Apfelblattsauger – 463, 516, 518  
 Psyllidae, Blattflöhe – 198  
 Psyllina, Blattflöhe – 296, 344, 347, 348, 350, 354, 357, 422, 460, 463\*, 509  
 Psyllipsocidae – 331  
*Psyllipsocus* SELYS-LONGCHAMPS, 1872 [Cop., Psyllipsocidae]  
 – *ramburi* SELYS-LONGCHAMPS, 1872 (= *Nymphopsocus destructor* ENDERLEIN, 1903) – 290, 459  
 Psyllomorpha – 296, 344  
 Pteronarcidae – 316  
*Pteronarcys* NEWMAN, 1838 [Plec., Pteronarcidae]  
 – *dorsata* (SAY, 1823) – 317\*  
 Pteromalidae – 376  
*Pteronidea* ROHWER, 1911 [Hym., Tenthredinidae]  
 – *ribesii* (SCOPOLI, 1763) – 274  
 Pterophoridae, Federmotten, Pterophoroidea – 387  
 Pterygota – 53, 56, 288, 296, 307, 308  
 Ptiliidae (= Trichopterygidae, Col., Staphyliniformia) – 75, 299  
*Ptiliocerus* GRAY, 1831 [Het., Reduviidae]  
 – *ochraceus* MONTANDON, 1907 – 484\*  
*Ptilocnemis* WESTWOOD, 1840 [Het., Reduviidae]  
 – *lemur* WESTWOOD, 1840 – 484\*  
 Ptinidae – 90, 364, 508, 509, 544  
*Ptinus* LINNAEUS, 1767 [Col., Ptinidae] – 456  
*Ptychopoda* CURTIS, 1826 [Lep., Geometridae]  
 – *sericata* (SCHRANK, 1802) – 3\*, 225, 240  
 Ptychopteridae, Faltenmücken – 398  
*Pulex* [Siph., Pulicidae] LINNAEUS, 1758  
 – *irritans* LINNAEUS, 1758, Menschenfloh – 409, 539  
 Pulicidae – 409  
 Pulicoidea – 409  
 Pupipara, Lausfliegen – 279, 398, 405, 415, 483, 484, 508  
*Pycnoscelis* SCUDDER, 1862 [Blatt., Pycnoscelidae]  
 – *surinamensis* (LINNAEUS, 1758), Gewächshausschabe – 330  
 Pyralidae, Pyraloidea, Zünsler – 38\*, 387, 393  
 Pyrgomorphidae – 321  
 Pyrochroidae, Feuerkäfer – 364



- Pyrrhocoridae, Feuerwanzen – 343  
*Pyrrhocoris* FALLÉN, 1814 [Het., Pyrrhocoridae]  
 – *apterus* (LINNAEUS, 1758) – 259, 348, 497, 498  
  
*Quadraspidiotus* MAC GILLIVRAY [Hom., Coccina, Diaspididae]  
 – *perniciosus* (COMSTOCK, 1880) – 544  
  
*Ranatra* FABRICIUS, 1790 [Het., Nepidae] – 189, 357  
*Raphidia* LINNAEUS, 1758 – 361\*  
 Raphidiidae – 221, 361, 422  
 Raphidioptera, Kamelhalsfliegen – 296, 361, 362, 363  
 Reduviidae, Raubwanzen – 343, 345, 349, 356  
*Reticulitermes* HOLMGREN, 1913 [Isoptera, Rhinotermitidae] – 326  
 – *flavipes* (KOLLAR, 1837) – 327\*  
*Reuterella* ENDERLEIN, 1903 [Cop., Elipsocidae] – 274  
*Rhabdophaga* WESTWOOD, 1847 [Dipt., Cecidomyiidae]  
 – *rosaria* H. LOEW, 1850 – 500  
 Rhagionidae, Schnepfenfliegen – 398  
*Rhagoletis* LOEW, 1862 [Dipt., Trypetidae]  
 – *cerasi* (LINNAEUS, 1758), Kirschfliege – 20, 518  
 – *pomonella* WALSH, 1867, Fruchtflye – 228\*  
*Rhagovelia* MAYR, 1865 [Het., Veliidae] – 418  
*Rhamphomyia* MEIGEN, 1822 (*Pararhampomyia* FREY, 1922) [Dipt., Empididae]  
 – *politea* WAHLBERG, 1844 – 271  
 Raphidophoridae – 321  
*Rhinolophus* LACEPÈDE, 1799 [Mammalia, Chiroptera, Rhinolophidae], Hufeisennasen – 406  
 Rhinotermitidae – 326, 471  
 Rhipiceridae, Rhipiceroidea – 364  
 Rhipiphoridae, Fächerkäfer – 221, 364  
*Rhodnius* STÅL, 1859 [Het., Reduviidae]  
 – *prolixus* STÅL, 1859 – 21, 47, 110, 117, 133, 159, 165, 192, 193, 236, 253, 345, 439, 441  
 Rhopalocera, Tagfalter – 386, 392, 538  
 Rhopalopsyllidae – 409  
*Rhyacophila* PICTET, 1834 [Trich., Rhyacophilidae] – 220\*  
 Rhyacophilidae – 383, 384\*  
*Rhynchaenus* SCHELLENBERG, 1798 [Col., Curculionidae]  
 – *fagi* (LINNAEUS, 1758), Buchenspringrüßler – 490  
 Rhynchophora (= Curculionoidea) – 364  
 Rhynchophthirina – 334, 336\*  
 Rhynchota – 324  
*Rhyniella* HIRST & MAULICK, 1926 [Apterygota, fossil]  
 – *praecursor* HIRST & MAULICK, 1926 – 283  
*Rhyniognatha* TILLYARD, 1928 [Apterygota, fossil]  
 – *hirsti* TILLYARD, 1928 – 283  
 Rhysodidae – 364  
*Rhyssa* GRAVENHORST, 1829 [Hym., Ichneumonidae] – 21  
 Ricinidae – 334  
*Rodolia* Mulsant [Col., Coccinellidae]  
 – *cardinalis* Mulsant, 1850 – 548  
  
 Saldidae – 343  
 Saltatoria – 320, 321, 324  
*Sarcophaga* MEIGEN, 1826 [Dipt., Sarcophagidae] – 21, 544  
 Sarcophagidae 398

Saturniidae, Saturnioidea, Augenspinner – 36, 38\*, 114, 387, 541  
 Satyrinae [Lep., Nymphalidae] – 387  
*Scaptocoris* PERTY, 1930 [Het., Cydnidae] – 293\*  
 Scarabaeidae, Scarabaeoidea, Blatthornkäfer – 364, 365, 369\*, 370, 455, 463  
*Scarabaeus* LINNAEUS, 1758 [Col., Scarabaeidae] – 463  
 Scaritini [Col., Carabidae] – 86  
 Scatophagidae, Dungfliegen – 398  
*Scatopse* GEOFFROY, 1764 [Dipt., Nematocera, Scatopsidae]  
 – *notata* LINNAEUS, 1758 – 456  
*Schistocerca* STÅL, 1873 [Salt., Acrididae]  
 – *gregaria* (FORSKÅL, 1775) – 1, 74, 75, 132, 468, 469, 470\*, 511  
 Schizodactylidae – 321  
 Schizophora, Blaseneträger – 398  
*Sciara* MEIGEN, 1818 (= *Lycoria* MEIGEN, 1800) [Dipt., Sciaridae]  
 – *militaris* NOWICKI, 1869, Heerwurm – 458, 467  
 Sciaridae, Trauermücken – 398  
 Sciomyzidae, Hornfliegen – 398  
 Scirpophaga TREITSCHKE, 1832 [Lep., Pyralidae] – 545  
 Scoliidæ, Dolchwespen, Scolioidea – 376  
 Scolytidae, Borkenkäfer – 364, 365, 454, 463, 506  
 Scutelleridae, Schildwanzen – 343, 345, 348  
 Sericostomatidae – 384  
 Serphidae – 376  
 Serphoidea (= Proctotrypoidea) – 376  
 Sesiidae s. Aegeriidae  
 Setipalpia – 316, 318  
*Severinella* MONTROUZIER, 1894 [Het., Plataspidæ] – 355\*  
 Sialidae, Schlammfliegen – 361, 421  
*Sialis* LATREILLE, 1802 [Megaloptera, Sialidae] – 141, 198, 361\*, 363, 448, 461  
*Silpha* LINNAEUS, 1758 [Col., Silphidae] – 456  
 Silphidae, Aaskäfer – 86, 198, 222\*, 364, 366, 370, 416, 422  
 Simuliidae, Kriebelmücken – 398  
*Simulium* LATREILLE, [Dipt., Simuliidae] – 231  
 Sinentomidae – 302  
 Siphonuridae – 309  
*Siphonurus* EATON, 1868 [Ephem., Siphonuridae] – 310\*  
 Siphonaptera, Flöhe (= Aphaniptera) – 90, 198, 199\*, 273, 296, 395, 407–411, 414, 416, 541  
 Siphonapteroidea – 409  
 Siphunculata s. Anoplura  
 Siricidae, Holzwespen – 21, 219\*, 376, 377, 383, 454, 455, 506, 508  
*Sisyphus* LATREILLE, 1807 [Col. Scarabaeidae] – 370  
*Sitona* GERMAR, 1817 [Col., Curculionidae]  
 – *cylindricollis* FÄHRAEUS, 1840 – 444  
 – *lineatus* LINNAEUS, 1758, Blattrandkäfer – 438  
*Sitophilus* SCHÖNHERR, 1838 [Col., Curculionidae] – 133, 226, 240, 458, 539, 544  
 – *granarius* (LINNAEUS, 1758), Kornkäfer – 439  
 – *oryzae* (LINNAEUS, 1763), Reiskäfer – 189, 213  
*Smerinthus* LATREILLE, 1802 [Lep., Sphingidae]  
 – *ocellata* (LINNAEUS, 1758) – 392  
 Sminthuridae – 303  
*Sminthurides* BÖRNER, 1900 [Collembola, Sminthuridae]  
 – *aquaticus* (BOURLET, 1842) – 86, 281, 304\*  
*Somotrichus* SEIDLITZ, 1887 [Col., Carabidae]  
 – *unifasciatus* (DEJEAN, 1831) – 369\*

*Speonomus* JEANNEL, 1908 [Col., Silphidae]  
 – *pyrenaeus* (LESPÈS, 1857) – 423\*  
 Sphaeriidae – 363  
 Sphaeroceridae (= Borboridae) – 398, 456  
 Sphecidae (= Spegidae), Sphecoidae, Grab- oder Sandwespen – 376, 377, 381, 416, 465  
 Sphingidae, Sphingoidea, Schwärmer – 74, 113, 156, 261, 387, 391, 392, 394, 429, 538  
*Sphodromantis* STÅL, 1871 [Mant., Mantidae] – 225  
*Sphongophorus* FAIRMAIRE, 1846 [Hom., Membracidae]  
 – *gonzalo* PELÁEZ, 1945 – 355\*  
*Sphyrotheca* BÖRNER [Collembola, Sminthuridae]  
 – *lubbocki* (TULLBERG, 1872) – 304\*  
*Spilopsyllus* BAKER, 1905 [Siph., Pulicidae]  
 – *cuniculi* (DALE, 1878), Kaninchenfloh – 409, 484  
 Sporozoa [Protozoa] – 487  
 Staphylinidae, Staphilinoidea, Kurzdeckenkäfer – 222\*, 364, 366, 368, 407, 482, 541  
 Staphyliniformia – 364  
*Steatococcus* FERRIS, 1921 [Hom., Coccina, Monophlebidae] – 278  
 Stemmtoncopoda – 386  
*Stenocara* SOLIER, 1835 [Col., Tenebrionidae]  
 – *gracilipes* SOLIER, 1835 – 424\*  
 Stenopelmatidae – 321, 323  
*Stenopsocus* HAGEN, 1866 [Cop., Epipsocetae, Stenopsocidae] – 332\*  
*Stenus* LATREILLE, 1796 [Col., Staphylinidae] – 368  
 – *bipunctatus* ERICHSON, 1839 – 87  
*Sternoderus* FISCHER, 1837 [Col., Tenebrionidae]  
 – *caspicus* (PALLAS, 1781) – 424\*  
 Sternorrhyncha, Pflanzenläuse – 296, 344, 347  
 Sternoxia – 364  
*Stigmella* SCHRANK, 1802 (= *Nepticula* HEYDEN, 1843) [Lep., Stigmellidae] (Nach BOR-  
 KOWSKI 1972 ist *Stigmella* nomen dubium, daher *Nepticula* richtig!) – 494  
 – *argentipedella* (ZELLER, 1839) – 493\*  
 – *viscerella* (STANTON, 1853) – 493\*  
*Stilbocrocis* HANDLIRSCH, 1906 [Palaeodictyoptera]  
 – *heeri* (GOLDENBERG, 1854) – 287\*, 342  
*Stomaphis* WALKER, 1870 [Hom., Aphidina, Lachnidae] – 481  
*Stomoxys* GEOFFROY, 1762 [Dipt., Muscidae] – 403\*, 404, 483  
 Stratiomyidae, Waffenfliegen – 20, 398  
 Streblidae – 398, 415, 484  
 Strepsiptera, Fächerflügler – 185, 192, 221, 262, 268, 272, 278, 296, 372–376, 485  
*Strongylognathus* MAYR, 1853 [Hym., Myrmicidae]  
 – *huberi* FOREL, 1874 – 486  
 Stylopidae, Stylopida – 222, 268, 272, 280, 372, 373\*, 374, 375, 376  
*Stylops* KIRBY, 1802 [Strepsiptera, Stylopidae] – 280\*  
*Stylotanytarsus* KIEFFER, 1921 [Dipt., Chironomidae] – 421, 422  
*Sympetrum* NEWMAN, 1833 [Odon., Libellulidae] – 270  
 Symphyla, Zwergfüßer [Myriapoda mit 12 Paar Laufbeinen und 1 Paar Springgriffel am  
 Körperende] – 238  
 Symphyopleona – 303  
 Symphyta, Pflanzenwespen – 376, 377, 378\*, 381  
*Synergus* HARTIG, 1840 [Hym., Cynipidae] – 480  
*Synopeas* FÖRSTER, 1856 [Hym., Platygasteridae] – 219\*  
 Syrphidae, Syrphoidea, Schwebfliegen – 398, 401, 416, 461, 505  
 Tabanidae – 115, 398, 404, 483

Tabanomorpha s. Homoeodactyla

- Tabanus* LINNAEUS, 1758 [Dipt., Tabanidae] – 74  
*Tachardia* BLANCHARD, 1886 [Hom., Coccina, Tachardiidae]  
– *lacca* (KERR, 1782), Indische Lackschildlaus – 281, 540  
Tachardiidae (= Lacciferidae) – 85, 509  
Tachinidae, Raupenfliegen – 278, 398, 485  
*Tachycines* ADELUNG, 1912 [Salt., Ensifera, Rhaphidophoridae]  
– *asynamorus* ADELUNG, 1912, Gewächshausheuschrecke – 52, 55\*, 180, 187, 188\*, 190, 202\*, 204, 205, 212\*  
Taeniopterygidae – 316  
*Talaeporia* HÜBNER, 1818 [Lep., Psychidae]  
– *tubulosa* (RETZIUS, 1783) – 268  
Tardigrada, Bärtierchen – 51, 525  
*Taxiarchus* BRUNNER VON WATTENWYL, 1890 [Salt., Caelifera, Proscopiidae]  
– *superbus* BRUNNER VON WATTENWYL, 1890 – 322\*  
*Tegeticula alba* ZELLER (= *Promuba yuccasella* RILEY), Jucca-Motte – 505  
*Telea* HÜBNER, 1918 [Lep., Saturniidae]  
– *polyphemus* CRAMER, 1775 – 249, 250\*, 439  
*Teleutomymex* KUTTER, 1950 [Hym., Myrmicidae]  
– *schneideri* KUTTER, 1950 – 486  
*Tenebrio* LINNAEUS, 1758 [Col., Tenebrionidae]  
– *molitor* LINNAEUS, 1758, Mehlkäfer, Larve: Mehlwurm – 21, 84\*, 105, 117, 180, 184, 188, 191, 198, 206, 207, 212\*, 225, 229, 257, 439, 441, 456, 478, 514  
Tenebrionidae, Dunkel- oder Schwarzkäfer – 30, 86, 162, 364, 365, 423, 424\*, 455  
Tenthredinidae, Blattwespen – 219\*, 376, 377, 378\*, 383, 464, 500  
Tephritidae (= Trypetidae), Bohrfiegen – 398, 460, 509  
Terebrantes (= Parasitica), Legestachelwespen – 376, 380, 383, 464, 485, 527  
Terebrantia – 340, 341\*, 342  
Termitaphididae – 343  
Termitaphis SILVESTRI, 1911 [Het., Termitaphididae] – 481  
Termitidae – 326, 471, 472\*  
*Termitomyia* WASMANN, 1901 [Dipt., Phoridae] – 222  
– *gracilis* WASMANN, 1901 – 275\*  
*Termitopullus* REICHENSBERGER, 1922 [Col. Staphylinidae] – 483  
*Termitostroma* REICHENSBERGER, 1931 [Dipt., Phoridae, Termitoxeniinae]  
– *schmitzi* REICHENSBERGER, 1931 – 275\*  
*Termitoxenia* WASMANN, 1900 [Dipt., Phoridae] – 222  
Termitoxeniinae [Dipt., Phoridae] – 222, 274, 275\*, 279, 405, 407, 482  
Termopsidae – 326, 471  
Tesseratominae [Het., Pentatomidae] – 89  
*Tetramorium* MAYER, 1855 [Hym., Myrmicidae] – 486  
Tetrigidae – 321  
*Tetrix* LATREILLE, 1802 [Salt., Tetrigidae] – 324  
*Tetropium* KIRBY, 1837 [Col., Cerambycidae]  
– *gabrielii* WEISE, 1905 – 451  
*Tettigonia* LINNAEUS, 1758 [Salt., Ensifera, Tettigoniidae]  
– *viridissima* LINNAEUS, 1758, Großes Heupferd – 29  
Tettigoniidae, Laubheuschrecken – 321, 323, 416, 511  
*Thaumatomyia* ZENKER, 1833 [Dipt., Chloropidae]  
– *notata* (MEIGEN, 1830) – 467  
Thaumatopoeidae, Prozessionsspinner – 387  
Thaumatopoea (Thaumatopoea) HÜBNER, 1820 [Lep., Notodontidae] – 88, 541  
– *piniwora* TREITSCHKE, 1834 – 467  
– *processionea* TREITSCHKE, 1834 – 467



Thelaxidae, Maskenläuse – 345, 359  
*Thermobia* BERGROT, 1890 [Zygentoma, Lepismatidae]  
 – *domestica* (PACKARD, 1873), Ofenfischchen – 134, 308  
 Therevidae, Stilettfliegen – 398  
 Thripsidae – 340  
 Thyatiridae (= Cymatophoridae) – 387  
 Thysanoptera, Fransenflügler – 75, 217\*, 296, 340–342, 498  
 Thysanura, Borstenschwänze – 56, 77, 189, 284, 305  
*Timarcha* DEJEAN, 1821 [Col., Chrysomelidae] – 159  
 Tineidae, Tineoidea, Motten – 38\*, 387  
*Tineola* HERRICH-SCHÄFFER, 1853 [Lep., Tineidae]  
 – *bisselliella* (HUMMEL, 1823), Kleidermotte – 99, 207, 225, 240, 389, 440, 441, 456, 457, 458, 459, 520, 544, 545, 548  
 Tingidae – 343  
*Tipula* LINNAEUS, 1758 [Lep., Tipulidae] – 515  
 Tipulidae, Wiesenschnaken – 398, 401, 402\*, 508  
 Tipulomorpha – 398  
 Tischeriidae – 387  
*Tomocerus* NICOLET, 1841 [Collembola, Entomobryidae, Tomocerinae] – 181  
 Tortricidae, Tortricoidea, Wickler – 38\*, 387  
*Tortrix* LINNAEUS, 1758 [Lep., Tortricidae]  
 – *viridana* LINNAEUS, 1758 – 531, 542  
*Trabutina* MARCHAL, 1905 [Hom., Coccina, Pseudococcidae]  
 – *mannipara* (EHRENBERG, 1875) – 540  
*Tracheata* – 283, 285  
*Tremex* JURINE, 1807 [Hym., Symphyta, Siricidae] – 219\*  
*Trialetrodes* COCKERELL, 1902 [Hom., Aleyrodina]  
 – *vaporariorum* (WESTWOOD, 1856) – 57\*, 229\*, 246\*, 258\*, 274, 276, 433\*, 463\*, 516, 526, 527, 532, 539  
 Triatominae [Het., Reduviidae] – 345, 483  
*Tribolium* MAC LEAY, 1825 [Col. Tenebrionidae] – 440, 458  
 – *confusum* JACQUELINE DU VALL, 1868 – 531\*, 532\*  
 Trichopterygidae s. Ptiliidae  
*Tricentrus* STÅL, 1866 [Hom., Membracidae] – 352\*  
*Trichiosoma* LEACH [Hym., Symphyta, Cimbicidae] – 159  
 Trichoceridae, Wintermücken – 398  
 Trichodectidae – 334, 335  
*Trichogramma* WESTWOOD, 1833 [Hym. Chalcidoidea, Trichogrammidae] – 548  
 – *evanescens* WESTWOOD, 1833 – 528  
 Trichogrammidae – 376  
*Tricholepidion* [Zygentoma, Lepidotrichidae] WYGODZINSKY, 1961  
 – *gertschi* WYGODZINSKI, 1961 – 308  
 Trichophilopteridae – 334  
 Trichoptera, Köcherfliegen – 90, 220\*, 221, 296, 383–386, 384\*  
 Tridactylidae – 321, 324  
*Trochilium* SCOPOLI [Lep., Aegeriidae] – 460  
*Trigonaspis* HARTIG, 1840 [Hym., Cynipidae]  
 – *megaptera* (PANZER, 1801) – 501\*  
*Trimenopon* CUMMINGS, 1913 [Amblycera, Menoponidae] – 335\*, 337  
*Trioza* FÖRSTER, 1848 [Hom. Psyllina]  
 – *nigricornis* FÖRSTER, 1848 – 463\*  
 – *viridula* (ZETTERSTEDT, 1828) – 463\*  
 Trogidae – 331  
*Trogiomorpha* – 331, 333

*Trogium* ILLIGER, 1798 [Cop., Trogiidae] – 333  
*Trogoderma* LATREILLE, 1829 [Col., Dermestidae]  
– *glabrum* (HERBST, 1783) – 520  
– *versicolor* (CREUTZER, 1799) – 531\*  
*Trypanosoma* GRUBY, 1843 [Protozoa, Flagellata] – 487  
Trypetidae s. Tephritidae  
Tubulifera – 340, 341, 342  
*Tunga* JAROCKI, 1838 [Siph., Tungidae]  
– *penetrans* (LINNAEUS, 1758), Sandfloh – 261, 262\*, 409, 484, 541  
Tungidae – 409  
Typhlocybidae – 497, 498  
  
*Urania* FABRICIUS, 1807 (= *Chrysidia* HÜBNER, 1823) [Lep., Uraniidae]  
– *croesus* GERSTÄCKER – 31\*  
Uraniidae, Uranioidea – 25, 30, 32, 387  
Uzelothripidae – 340  
  
*Vanessa* FABRICIUS, 1807 [Lep., Nymphalidae] – 30, 248, 249, 256, 391  
*Velia* LATREILLE, 1804 [Het., Veliidae] – 86  
Veliidae – 343, 416, 418  
*Vermileo* MACQUART, 1834 [Dipt., Rhagionidae]  
– *vermileo* (DE GEER, 1752) – 419, 420, 421, 461, 515  
*Vermipsylla* SCHIMKEWITSCH, 1885 [Siph., Vermipsyllidae] – 409  
*Vespa* LINNAEUS, 1758 [Hym., Vespidae] – 61\*  
Vespidae, Vespoidea, Faltenwespen – 75, 142, 376, 377, 380, 382, 431, 465, 474, 475, 541  
*Vetilia* STÅL, 1875 (Phasmida)  
– *wuelfingi* REDTENBACHER, 1908 – 322\*  
*Vilpianus* STÅL, 1860 [Het., Pentatomidae]  
– *galii* (WOLFF, 1802) – 355\*  
*Viteus* SHINNER, 1867 [Hom., Aphidina, Phylloxeridae]  
– *vitifolii* (FITCH, 1855), Reblaus – 345, 359, 360\*, 538, 544  
  
*Werneckiella* EICHLER, 1940 (= *Damalinia* MjöBERG, 1910, partim) [Ischnocera, Trichodectidae]  
– *equi* (DENNY, 1842) – 274  
  
*Xenopsylla* GLINKIEWICZ, 1907 [Siph., Pulicidae]  
– *cheopis* (ROTHSCHILD, 1903), Pestfloh – 409, 488  
*Xestobium* MOTSCHULSKY, 1845 [Col., Anobiidae]  
– *rufovillosum* (DE GEER, 1774), Totenuhr – 79, 100, 455  
*Xiphidium* SERVILLE, 1831 [Salt., Ensifera, Tettigoniidae] – 192  
– *ensiferum* SCUDDER, 1862 – 519  
Xyleborinae – 506  
*Xyloterus* ERICHSON, 1836 [Col. Scolytidae] – 506  
  
*Yezabura* MATSUMURA, 1917 [Hom., Aphidina, Aphididae]  
– *crataegi* (KALTENBACH, 1843) – 359  
  
*Zethus* FABRICIUS (= *Calligaster* SAUSSURE, 1852) [Hym., Vespidae]  
– *cyanopterus* SAUSSURE, 1852 – 466  
Zeugloptera – 387  
*Zootermopsis* EMERSON, 1933 [Isoptera, Hodotermitidae, Termopsinae] – 440  
Zoraptera, Bodenläuse – 261, 296, 327, 330\*  
Zorotypidae – 327

*Zorotypus* SILVESTRI, 1913 [Zoraptera] – 327, 330\*  
 – *brasilianus* SILVESTRI, 1946 – 330\*  
 – *guineensis* SILVESTRI, 1913 – 330\*  
 – *hubbardi* CAUDELL, 1918 – 330\*  
 – *mexicanus* BOLIVAR & PIELTAIN, 1940 – 330\*  
*Zygaenidae*, *Zygaenoidea*, Widderchen, Blutströpfchen – 25, 30, 32, 387  
*Zygentoma* – 134, 150, 296, 305, 306, 307\*  
*Zygoptera* – 312, 314\*, 315, 316

### c) Verzeichnis der erwähnten Pflanzen und Mikroorganismen

*Acacia sphaerocephala* [Mimosaceae] – 507\*  
*Achromobacter eurydice* [Enterobacteriaceae] – 488  
*Aconitum*, Eisenhut [Ranunculaceae] – 505  
*Agave americana* [Amaryllidaceae] – 493  
*Alnus glutinosa*, Schwarzerle [Betulaceae] – 491  
*Amanita muscaria*, Roter Fliegenpilz [Agaricales] – 548  
*Aristolochia*, Osterluzei [Aristolochiaceae] – 505  
*Arthropodophagales* [Viren] – 489  
*Arthropodophilales* [Viren] – 490  
*Arum*, Aronstab [Araceae] – 505  
*Asclepiadaceae* – 505  
*Ascomycetes*, Schlauchpilze – 488

*Bacillus chitinovor* [Bacillaceae] – 17  
*Bacillus larvae* – 488  
*Bacillus thuringiensis* – 488, 548  
*Beauveria bassiana* [Hyphomycetales] – 488  
*Borellinavirus efficiens* [Polyedraceae] – 489

*Calendula officinalis*, Ringelblume [Compositae] – 497  
*Carduus*, Distel [Compositae] – 494  
*Ceratostomella pini*, Blaufäulepilz [Ascomycetes] – 506  
*Cordyceps militaris* [Pyrenomycetes] – 489  
*Crepis biennis*, Pippau [Compositae] – 494

*Dianthus carthusianorum*, Karthäusernelke [Caryophyllaceae] – 505

*Empusa muscae* [Entomophthoraceae] – 488  
*Epipactis*, Sumpfwurz [Orchidaceae] – 505  
*Eucalyptus* [Myrtaceae] – 500  
*Eumycetes*, echte Pilze – 488

*Ficus carica* [Moraceae] var. *caprifica*, Ziegenfeige, var. *domestica* Eßfeige – 505  
*Ficus religiosa* [Moraceae] – 506

*Graphium ulmi* (Nebenfruchtform von *Ophiostoma ulmi*) [Pyrenomycetes] – 488

*Iris*, Schwertlilie [Iridaceae] – 505

Labiaten, Lippenblütler – 505  
*Laboulbeniaceae* [Ascomycetes] – 489  
*Lamium* [Labiatae] – 505

*Lilium bulbiferum*, Feuerlilie [Liliaceae] – 505  
*Lonicera*, Geißblatt [Caprifoliaceae] – 114, 505  
*Monilia*, Ambrosiapilze [Ascomycetes] – 506  
*Myrmecodia echinata* [Rubiaceae] – 507\*  
 Nucleophiliales [Viren] – 489  
*Orchis*, Knabenkraut [Orchidaceae] – 505  
*Phallus impudicus*, Stinkmorchel [Ascomycetes, Discomycetes] – 113  
*Phlox*, Flammenblume [Polemoniaceae] – 505  
*Phragmites*, Schilfrohr [Gramineae] – 500  
 Phycomycetes, Algenpilze – 488  
 Phytovectales [Viren] – 490  
*Pinguicula*, Fettkraut [Lentibulariaceae] – 505  
*Pinus ponderosa*, nordamerikanische Pechkiefer [Abietaceae] – 526  
*Pinus jeffreyi* – 526  
 Plasmaphiliales [Viren] – 489  
 Polyedraceae [Viren] – 489  
*Polyporus imberbis* [Basidiomycetes] – 506  
*Primula*, Schlüsselblume [Primulaceae] – 505  
 Pyrenomycetes [Eumycetes] – 488  
*Quercus cerris*, Zerreiche [Fagaceae] – 501  
*Quercus robur*, Sommer- oder Stieleiche – 501  
*Rhizites* [Basidiomycetes] – 506  
*Rickettsia prowazekii* [Rickettsiae] – 488  
*Saponaria*, Seifenkraut [Caryophyllaceae] – 505  
*Scrophularia*, Braunwurz [Scrophulariaceae] – 505  
 Smithiaceae [Viren] – 489, 490  
*Stigmatomyces baeri* [Laboulbeniaceae] – 489  
*Streptococcus pluton* [Lactobacteriaceae] – 488  
*Termitomyces* [Basidiomycetes] – 506  
*Teucrium chamaedrys*, Echter Gamander [Labiatae] – 497, 500  
*Teucrium montanum*, Berggamander 497, 500  
*Trametes odorata* [Basidiomycetes] – 506  
*Veronica*, Ehrenpreis [Scrophulariaceae] – 505  
*Yucca filamentosa*, Palmlilie [Liliaceae] – 505  
 Zoovectales [Viren] – 490

## 4. Sachregister

Die Schreibweise der aus dem Griechischen und Lateinischen kommenden Fremdwörter ist im deutschen Schrifttum nicht einheitlich. Dieses betrifft hauptsächlich das lateinische c. Es wird in anatomischen Namen jetzt auch im wissenschaftlichen Schrifttum meistens durch k vor a, o, u und durch z vor e, i, y ersetzt, wenn die Wörter eingedeutscht sind oder häufig auch in der lateinischen Form im Deutschen gebraucht werden. C bleibt



aber erhalten, wenn die lateinischen Bezeichnungen als lateinische Wörter gelten sollen. Man schreibt also z.B. Ozellen aber Ocelli. In der chemischen Fachsprache dagegen wird die Schreibweise mit c meistens beibehalten. «Oxyd» wird «oxid» geschrieben, aber nach dem «Großen Duden» 5 (Fremdwörterbuch) nur, wenn die Bezeichnungen der charakterisierten Verbindungen auf «oxid» enden, aber nicht in anderen Zusammensetzungen wie «Oxydation» und «Oxydase» usw. Die Erklärung einiger Fachausdrücke wird eingefügt, wo sie im Text nicht gegeben ist. Halbfett gedruckte Seitenzahlen weisen auf Erklärungen von Fachausdrücken im Text hin, mit \* versehene Seitenzahlen auf Abbildungen.

- Aasfliegenblumen 113, 505  
 Abdomen (Hinterleib) 8\*, 9, 11, 75–79  
 Abdominalganglion 128  
 Abdominalgliedmaßen 9  
 Abduktor 49\*  
 Abhängigkeit der Keimteile bei der Organbildung 207, 208\*, 209  
 Abiozön 513, 526, 534  
 Abiozönose 525, 526  
 Abstammung 283  
 Absterbeordnung s. Mortalität  
 Abundanz 514  
 Abundanzdynamik 514  
 Abundismus 27\*  
 Abweichungsmerkmale s. Deviationsmerkmale  
 Acetylglukosamin 17  
 acidophil, acidophob = Gewebe, das mit sauren histologischen Farbstoffen färbbar bzw. nicht färbbar ist  
 Acroblastenblase 170\*  
 Acron 9, 52, 53, 54, 55\*  
 Acrosternit s. Prästernit  
 Acrotergit s. Prätergit  
 Aculei 21  
 Adaption, retinomotorische 126  
 Adduktor 49\*  
 Adenosintriphosphat 44\*, 45  
 Adipohämozyten 158  
 ADP = Adenosindiphosphat 162, 163\*  
 adult = erwachsen, im geschlechtsreifen Zustand  
 Adventitia 47, 155\*  
 Aedeagus (gewöhnlich gebrauchte Schreibweise für etymologisch richtiger Aedoeagus) 8\*, 78\*, 167\*  
 Äquationsteilung 18, 169, 176  
 Äquatorialplatte 169\*  
 Äcropyle 179\*, 180  
 Ästivation s. Übersommerung  
 After s. Anus  
 Afterfüße 390\*  
 Afterraupen 383  
 Afterschild s. Pygidium  
 Aggregationspheromon 478, 548  
 Akinese (Totstellen) 46, 140, 509, 511  
 Akklimatisation (Gewöhnung) 520  
 Akkreszenzphase 543  
 Aktine 43  
 Aktionsbasis 145, 260, 428  
 Aktivationshormon s. Ecdysiotropin  
 Aktivität 140, 437, 444, 445\*  
 Aktivitätsgrenzen 433  
 Alae (Hinterflügel der Käfer) 368  
 Alarmpheromon 468, 477  
 Alarmreaktion 141  
 Albinismus 27, 28\*  
 Allantoicase 101  
 Allantoin 101\*  
 Allantoïnase 101  
 Allantoïnsäure 101\*  
 Allele = einander entsprechende (homologe) Gene eines Chromosomenpaares  
 Allianz 481  
 Allometabola 217  
 Allometabolie 350  
 Allomimese 511  
 Allomone 86, 88, 503  
 Altern (Seneszenz) 177, 261, 281  
 Altlarve 213  
 Alula 405  
 Ambrosiapilze 506  
 Ameisengärten 477  
 Ameisenhaufen 430\*, 477  
 Ameisenpflanzen 477, 506, 507\*  
 Aminosäuren, essentielle 100  
 Aminosäurenstoffwechsel 162  
 Amnion 183\*, 189, 190\*, 195  
 Amnionfalte 183\*, 191, 195\*  
 Amnionhöhle 183\*, 189, 190\*, 192\*, 195\*  
 Amöbozyten 157  
 amphimiktisch von Amphimixis = Keimplasmamischung, Vereinigung der Vererbungssubstanzen zweier Individuen durch Befruchtung  
 Amphipneustier 150\*  
 Amphitokie 274  
 Amputation (Abtrennung) 245

Amylase 98, 99  
 Analader 10\*, 11, 65, 66\*  
 Analfeld 66\*  
 Analgelenkstück (Pterale 3) 66\*, 67  
 Analogie 293, 413  
 Analplatte, dorsale (Epiproct), ventrale (Paraproct) 77  
 Analschläuche 400\*, 401  
 Analstylet 410  
 Analtubuli s. Analschläuche  
 Anamerie 216  
 Anaphase 169\*  
 Anapleurum 62\*  
 Anastomosen = Verbindung von Flügeladern oder Tracheenstämmen  
 Aneurin 100  
 Anhangsdrüse des männlichen Genitalapparates 10\*, 11  
 Anhangsgebilde des Integuments 22, 23\*  
 Anholozyklie 276, 359  
 Ankerfraß 491\*  
 Anoxybiose 152, 153  
 Anpassung 413, 426, 517, 518  
 Antagonist = Gegenspieler  
 Antecosta 48, 49\*, 61  
 Antenne (Fühler) 8\*, 9, 10\*, 11, 56, 57\*  
 Antennenampullen (Kopfampullen) 155, 156\*, 157  
 Antennendrüse 284  
 Antenneneinheit 53  
 Antennennerv 130, 131\*  
 Antennenringe 53  
 Antennenscheide (der Puppe) 229\*  
 Antennensegment 53  
 Anthoxanthin 30  
 Antibiotika 548  
 Antitoxine 159  
 Anus (After) 8\*, 9, 10\*, 76\*  
 Aorta 10\*, 11, 131\*, 154, 155\*  
 apikal = zur Spitze gerichtet  
 Apneustier 150\*, 153  
 apokrin = tropfenförmig  
 Apomorphie, apomorph 293  
 Apophysen (innere Hautfortsätze als Muskelansatzstellen) 25  
 Appositionsauge 121\*, 122\*, 123, 124\*, 125\*, 311\*  
 Arbeitskern (Ruhekern, Interphase) 264  
 Arboreszenzmuster (Verzweigungsmuster) 104  
 Archaeodictyon 38, 286, 317  
 archaisch s. palingenetisch  
 Archicerebrum 53, 55\*  
 Archimetabola 216  
 Arginin 100  
 Arolium (Haftlappen) 63, 64\*  
 Arrhenotokie 274  
 Art = natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft 292  
 Artbegriff biologisch 290, genetisch 292, ökologisch 292, typologisch 290  
 Arten, eurytope 539, stenotope 538  
 Artenzahl 1\*  
 Arthrodin 14, 20  
 Arthropodin 14, 17, 19  
 Arthropodium 51\*  
 Ascorbinsäure 100  
 Assoziationen, homotypische 458, heterotypische 479  
 Assoziationshandlungen (bedingte Reaktionen) 139, 141  
 Assoziationsordnung 535  
 Asteronom (Sternmine) 493\*  
 asynchron = nicht gleichzeitig  
 Atembewegung 151  
 Atemgift 545  
 Atemmuskeln 151  
 Atemröhre 401\*  
 Athermodiapause 520  
 Atmung 151, 152\*, 153, 441, (der Wasserwanzen) 357  
 ATP = Adenosintriphosphat 162, 163\*  
 Atrialklappe (des Stigma) 147\*  
 Atrium (Vorhof des Stigma) 147, 242  
 atrophieren = schrumpfen  
 Attractans, pl. Attraktantien (Lockstoffe) 548  
 Attraktion, soziale 467  
 Aufschiebungsmerkmale s. Dilationsmerkmale  
 Augen 120-127  
 Augenkapsel 122\*  
 Augenpigmente, akzessorische s. Schirmpigmente  
 Augentypen 123 s. auch Ommatidium  
 Ausbreitung, aktive (Vagilität), passive (Verschleppung) 538  
 Ausbreitungsgrenzen, geographische 538  
 Ausbreitungsmöglichkeit 538  
 Ausbreitungsmuster 35\*, 36  
 Außenskelett s. Hautpanzer  
 Auskriechen (aus dem Ei) 198, 199\*  
 Ausreifung (der Gonaden) 261  
 Ausrollung (Umrollung) in der Blastokinese 193  
 Autapomorphie, autapomorph 297  
 Autolyse (Selbstauflösung) 231  
 Autökologie 426, 427  
 Autokinese 140

- Automatismen, zentrale 136  
 Autosomen 265, 266  
 Axolemm 105  
 Axon s. Neurit  
 Axoplasma 105  
 Azanfärbung s. Trichromgemisch  
 azidophil, azidophob s. acidophil, acidophob  
 azinös = traubenförmig  
  
 Bakterienkrankheiten s. Bakteriosen  
 Bakteriolyse 159  
 Bakteriosen 488  
 Balgbildungszelle s. tormogene Zelle  
 Balken (in der Elytre) 15, 130, 131\*  
 Balzflug 271  
 Balzspiel 271  
 Balztanz 271  
 Basalaria 67, 69\*  
 Basalkörner 95, 96\*  
 Basalmembran 14, 45\*, 46, (am Mitteldarm-epithel) 95, 96\*, (am Komplexauge) 122\*  
 Basalring 22, 23  
 Basicoxale 63  
 Basipodit 284  
 Basisternum (Eusternum) 63  
 basophil = mit basischen histologischen Farbstoffen färbbar  
 Bauchganglienketten 128, 129\*  
 Bauchmark 11, 128  
 Bauten sozialer Insekten 430\*, 472\*, 475\*, 476, 477  
 Befruchtung 176  
 Befruchtungskanal 394\*, 395  
 Begattung s. Kopulation  
 Beinanlage, versenkte 233\*  
 Beindiaphragma 156\*, 157  
 Beinnerv 10\*, 11, 128, 134\*  
 Beinscheide (der Puppe) 227  
 Bekämpfungsmaßnahmen, biologische 548, chemische 545, gesetzgeberische 544, mechanische 545, physikalische 545  
 Bekämpfungsmittel, polyvalente (breitwirkende) 549  
 Beltsche Körperchen 507  
 Bernsteinafauna 288  
 Berührungsgifte 545, 546  
 Bienenwachs 20  
 Bildungsplasma s. Ooplasma  
 Bildungszentrum 202, 203\*  
 Bilirubinoide 29  
 Bindegewebe 47  
 Bindesehne 45\*, 47  
 Biochorion 535, 536  
 Biom 535, 536  
 Bioprotein 28, 29\*  
 Bioregion 535  
 Biotin 100  
 Biotop 412, 535, 536  
 Biozön 526, 534  
 Biozönologie s. Synökologie  
 Biozönose 525, 526, 534, 535, 536, 426  
 Biozönotik 534  
 Bißschutztracht 510\*  
 bivoltin 442, 523  
 Blasenmine s. Physonom  
 Blastem 184  
 Blastoderm 178, 181, 182\*, 184, 203\*  
 Blastokinese 178, 189–194  
 Blastomere (Furchungszelle) 178  
 Blastoporus (Urmund) 178  
 Blastula 178  
 Blatt, parientales 196, somatisches (Somatopleura) 47, 196, splanchnisches (Splanchnopleura) 196, unteres 185, 186, viszeriales 196  
 Blattähnlichkeit 40\*  
 Blattminierer 492–495  
 Blattrollkrankheit der Baumwolle (Erreger *Gossypium Virus 1 = Ruga gossypii*) 488  
 Blindsack s. Caecum  
 Blütenbesucher, allotrope 504, dystrope 504, eutrope 504, hemitrope 504  
 Blütengallen 502  
 Blut 157–159, (als Sauerstoffträger) 152, (in der Metamorphose) 243  
 Blutbildungsherde 243  
 Blutfarbe 270  
 Blutgefäße, arterielle 155  
 Blutgerinnung 159  
 Blutkiemen 318  
 Blutkreislaufsystem 11, 156\*  
 Blutplasma (Hämolymphe) 157, 158  
 Blutregen 102  
 Blutzellen (Hämozyten) 11\*, 157  
 Blutzucker s. Trehalose  
 Bombycol 117, 270\*  
 Borste 23  
 Boten-RNS s. Informations-RNS  
 Branchiopneustier 150\*, 385  
 Brennhaare s. Nesselhaare  
 Bruststück s. Thorax  
 Brutgangtypen der rindenbrütenden monogamen (463) und polygamen (464) Borkenkäfer 465\*  
 Brutfürsorge 460, 461, 465  
 Brutparasitismus 486  
 Brutpflege 465

- Bürsten 79  
 Büschelsensillen 110  
 Bursaanhang s. Caput bursae  
 Bursa copulatrix 172\*, 173, 271, 394\*  
 Bursa seminalis 394\*  
 Bursahals s. Ductus bursae  
 Bursicon 132, 232  
  
 C s. auch K und Z  
 Caecum (Blindsack) 9, 93\*, 94  
 caenogenetisch (phylogenetisch jung) 214  
 Calculi 102  
 Calix 130  
 Calliphora-Einheit 251  
 Canalis receptaculi 394\*, 395  
 Canalis spiralis 394\*, 395  
 Cantharidin 372, 540  
 Canthaxanthin 30  
 Caprifikation 505  
 Caput (Kopf) 9, 52–61  
 Caput bursae 394\*  
 Caput infractum 409  
 Carapax 284  
 Carbamate 546  
 Carbohydrasen 99  
 Cardia 407  
 Cardiapresse 97  
 Cardioblasten 195\*, 196, 197  
 Cardo (Angelstück) 58, 59\*  
 Carotine 29  
 Carotinoide 100  
 Cavernicolen 422  
 Cecidia s. Gallen  
 Cecidophyta 500  
 Cecidozoa 500  
 Cellulase 99, 455  
 Cephalotheca (Operculum) (bei Stylopodia ♀) 375  
 Cephalothorax (bei Stylopodia ♀) 373\*, 374, 375  
 Cercus 8\*, 10\*, 11, 76\*, 77  
 Cerebralganglion (Gehirn, Oberschlundganglion) 9, 128, 183\*  
 Cerin 20  
 Cervicalia 60, lateralia (Laterocervicalia) 55\*, 56\*, 60, 61, 69\*  
 Chaetoide 21  
 Chemosterilantien 548  
 Chemotaxis 141  
 Chiasma 129, 168, 169, externum (äußeres) 122\*, 131\*, 311\*, internum (inneres) 122\*, 131\*, 311\*  
 Chinone 20  
 Chitin 15, 16\*, 17  
 Chitinase 17, 99  
 Chitinanweisreaktion nach WISELING 17  
 Chitinprotein 15  
 Chitosamin 17  
 Chitosan 17  
 Chlorophyll 30  
 Cholesterin 250  
 Cholin 100  
 Chordotonalorgane 118, antennale 118, pterale 118, truncale 118  
 Chorionin 180  
 Chorion (Eischale) 174, 179\*, 198  
 Chorionzönose 535, 536  
 Chromatide 169\*, 264  
 chromophil, chromophob = mit histologischen Farbstoffen färbbar bzw. nicht färbbar  
 Chromogen 27  
 Chromomere 168  
 Chromosom 168, 169\*, 263, akrozentrisches 263, holozentrisches 263, metazentrisches 263, monozentrisches 263, polytränes (= Riesenchromosom) 265, telozentrisches 263  
 Chromosomenpaarung 169  
 Chromosomenreduktion 169  
 Chromosomenzahl 176  
 Chrysalis s. Puppe  
 Chrysopterin 28  
 Chylusdarm s. Mitteldarm  
 Cibarialpumpe 60  
 Cibarialsklerit 333  
 Cibarium 60, 93\*, 131\*, 332\*  
 Ciliarstruktur (der Sinneshaare) 110, 112\*  
 Cimicinsäure 89  
 Clavus 344\*, 347  
 Clitoris 394\*  
 Clypeolabraleinheit 53  
 Clypeolabrum 54  
 Clypeus 8\*, 54, 55\*  
 coarct 213  
 Cobalamin 100  
 Coeloblastula 178  
 Coelom (sekundäre oder echte Leibeshöhle) 178, 183\*, 186  
 Coelomsäckchen 52, 53  
 Collagenase 99  
 Columna (Säule) (bei Käferelytren) 25\*  
 Corium 344\*, 347  
 Cornea 121\*, 122\*, 123  
 Corneazelle 121  
 Coronalleiste 56  
 Coronalnaht (Häutungsnaht) 55  
 Corpora s. Corpus



- Corpotentorium 55, 56\*  
 Corpus allatum 10\*, 11, 55\*, 131, 133, 134\*, 155\*  
 Corpus cardiacum 10\*, 11, 55\*, 131\*, 132, 134\*, 155\*  
 Corpus luteum 175  
 Corpus pedunculatum (Pilzkörper) 53, 130  
 Cortex = Rindenschicht  
 Costa 10\*, 11, 65, 66\*  
 Costalfeld 66\*  
 Courtship = Liebeswerbung  
 Coxa 8\*, 49\*, 51\*, 52, 63  
 Coxalbläschen 284  
 Coxopodit 49\*, 51\*, 284  
 Coxosternit 308  
 Colon (Dickdarm) 97  
 Cremaster (Aufhängevorrichtung der Puppe) 219, 220\*, 229\*  
 Crossing-over 168, 264  
 Cross-Resistenz 547  
 crowding = Übervermehrung  
 Crumena 347  
 Cryptometabola 222  
 Cryptosternie 67, 368, 369\*  
 Ctenidien (Borstenkämme) 408\*, 409  
 Cubitalader (Cubitus) 10\*, 11, 65, 66\*  
 Cuneus 344\*, 347  
 Cutis 14  
 Cystein 18  
 Cystin 18, 19  
 Cytokinine (pflanzliche Hormone) 494, 495  
  
 Darm 9, 92, 93\*  
 Darmhäutung 239  
 Darmmuskulatur 196  
 Darmtracheenschläuche 336\*, 339  
 DDT 546  
 Deckschuppen 23  
 Deckungstracht 511  
 Defäkation 441  
 Deficiences (Ausfälle von Genen) 264  
 Definitiventwicklung 178, 194, 195\*  
 Degenerationstyp (im Massenwechsel) 533  
 Dekreszenzphase 543  
 Delamination 185  
 Demökologie 427, 512  
 Demozön 528  
 Dendrit (Markfortsatz) 105, 107  
 Desaminierung = enzymatische Abspaltung der Aminogruppe  $\text{NH}_2$  von organischen Stickstoffverbindungen  
 Desmosom 46  
 Determination (von Differenzierungen) 245  
 Deutocerebralkommissur 130  
 Deutocerebrum 10\*, 11, 53, 54, 128, 129\*, 130, 131\*  
 Deutocephalon 54  
 Deutoplasma (Nahrungsdotter) 174, 180  
 Deviationsmerkmale (Abweichungsmerkmale) 214  
 Diapause 516, 519  
 Diaphragma 47, dorsales 11\*, 154\*, ventrales 11\*, 154\*  
 Diastole (Erweiterung) (des Herzens) 156  
 Dichte Schicht 14, 20  
 Dickdarm s. Colon  
 Diebesvergesellschaftung (Kleptoparasitismus) 486  
 Differenzierung, histologische 178  
 Differenzierungsfolge 245  
 Differenzierungszentrum 182\*, 185, 187, 188\*, 202, 203\*, 210\*, 212\*, effektives 204  
 Dilations-(Verschiebungs-)merkmale 213, 214  
 Dilation des Pharynx 92  
 Dimorphismus 260, 263  
 dioptrischer (lichtbrechender) Apparat 120, 121, 123  
 dipharat 213 s. auch pharat  
 Diplotän 168, 169  
 Dipterenblumen 504  
 Discoidalzeichnung 35, 37\*, 39  
 Dispersion 514  
 Dispersionsdynamik 514  
 Dissepiment (Querscheidewand) 153  
 diuretisch (harnabsondernd) 133  
 DNS 265  
 Dopa 18, 19\*, 26\*, 27  
 Dopachinin 26\*  
 Dopachrom 26\*  
 Dopamin 18, 19\*  
 Doppelauge 311\*  
 Dorman 442, 518, 519–522, konsekutive 519, prospektive 519  
 Dorn 23\*, 25\*  
 Dorsalorgan 190\*, 197\*  
 Dorsalsinus s. Pericardsinus  
 Dorsoventralmuskel 49\*  
 Dotter 185  
 Dotterhaut (Membrana vitellina) 179\*  
 Dotterkern 182\*, primärer 185, sekundärer 185  
 Dotterzelle, primäre 185, sekundäre 185  
 Doyèrescher Hügel s. Endplatte  
 Drohnenschlacht 476  
 Drosophilin 28  
 Druck, barometrischer 450  
 Drüsen, endokrine 165

- Drüsenepithel 82  
 Drüsenhaar 82  
 Drüsenpaket 82\*  
 Drüsenplatte 82\*  
 Drüsenschuppe 82  
 Drüsenzelle 80, 81\*  
 Ductus bursae (Bursahals) 394\*  
 Ductus ejaculatorius 10\*, 11, 78\*, 166, 167\*, 168, 273  
 Ductus obturatorius 411  
 Ductus receptaculi 394\*, 395  
 Dünndarm s. Ileum  
 Duftbein 393  
 Duplikation 264  
 Dyarsche Regel 225  
 DZ = Differenzierungszentrum  
  
 Ecdysiotropin 249  
 Ecdyson 134, 250, 251, 252\*, 253  
 Effekte, biophysikalische 450  
 Effektoren (Erforgsorgane) 103  
 Egression 543  
 Ei, isolezithales 179\*, 181, zentrolezithales 179\*, 180, Atmung 200, Entwicklungsbedingungen 200\*, 201, Wasseraufnahme 200, 201  
 Eiablage 459, 460  
 Eibildung s. Oogenese  
 Eiergang 172\*  
 Eilarve 213  
 Eileiter (Ovidukt) 173  
 Einkeilung (Gelenkform) 50\*  
 Einrollung (bei der Blastokinese) 193  
 Einstülpung s. Invagination  
 Einwinterung 439  
 Einzelaugen s. Ozellen, Stemmata  
 Eireifung 176  
 Eiröhren s. Ovariolen  
 Eischale s. Chorion  
 Eityp 212\*, nichtregulativer s. Mosaiktyp, regulativer s. Regulationstyp  
 Eizahl 2, 261  
 Eizahn (Oviraptor) 198, 199\*  
 Ekelblut 512  
 Ekeldrüsen 512  
 Ektadenien 166  
 Ektomie (Exstirpation, Herausschneiden) 245  
 Ektosymbiosen 506  
 Elaiosom 481  
 Elektrolyte = den Strom leitende und sich durch ihn zersetzende Lösungen  
 Eliminationsplatte 176  
 Elytren 368  
  
 Embolie s. Invagination  
 Embryogenese (Embryonal- und Keimesentwicklung) 177  
 Embryonalkutikula 198  
 Embryonierung, primäre und sekundäre 244  
 Empodium 63, 64\*  
 Empusalader 66\*  
 Enddarm s. Rectum  
 Endfaden (der Eiröhren) s. Terminalfaden  
 Endochorion 174  
 Endokutikula 13\*, 14, 19  
 Endomitose 223, 265  
 Endophallus 78, 167\*  
 Endopolyploidie 223, 265  
 Endothel 158  
 Endplatte (Doyèrescher Hügel) 106\*, 108  
 Engerling (Larve von Scarabaeidae) 369\*, 371, 461, 487, 508, 509  
 Entamnion 185  
 Entgiftungsmechanismus 162  
 Entlausung 545  
 Entoderm (Mitteldarmepithel) 209  
 Entökie 479  
 Entomogame (Insektenblütler), allotrope 504, eutrope 504, hemitrope 504  
 Entoparasiten 7, 485  
 Entosymbionten 508  
 Entwicklung, imaginifugal 213, imagini-petal 213, postembryonal s. Jugendentwicklung, progressive 221, regressive 221, retrogressive 520  
 Entwicklungsfaktoren, ortseigene 245  
 Entwicklungsnullpunkt 435  
 Enzyme (im Darm) 98  
 Eoholometabola 221  
 Epibolie (Umwachsung) (bei der Blastokinese) 178, 185, 191  
 Epidermis (Hypodermis, Oberhaut) 11\*, 12, 13, 14  
 Epikutikula 14, 15, 20  
 Epimeron 62\*  
 Epimetabola 216  
 Epineuralsinus 195\*, 196  
 Epipharynx 53, 54, 59  
 Epipleuren (Elytrenränder bei Coleopteren) 370  
 Epipodit 284  
 Epiproct 8\*, 76\*, 77  
 Episetie (Räubertum) 483  
 Episternum 8\*  
 Epistomalleiste 54, 56\*  
 Epistomalnaht 54, 56\*  
 Epithel = einzellige Zellschicht  
 Epökie 479

- Erbanlagen s. Gene  
 Erdstrahlen 450  
 Ergastoplasma 95, 107  
 Ermüdung 137  
 Erregungszentrum 138\*  
 Ersatzgeschlechtstiere 473  
 Erschöpfungszustand 281  
 Eruptionstadium 543  
 Erythropterin 28  
 Eißeige 505  
 Euchromatin 264  
 Eudiapause 519, 521  
 Euholometabola 221, 222\*, 288  
 eumer 218  
 Eunomie (Wohlgerichtetheit) 33\*, 34\*  
 Euplantulae (Sohlenbläschen) 64, 336\*, 337  
 Euryöken 419, 425, 514  
 Euryplasie 514  
 eurytope Arten 539  
 Eusternum s. Basisternum  
 eutypisch = dem Typus (im typologischen Sinn) voll entsprechend  
 Evaporimeter = Verdunstungsmesser  
 Evolution, degenerative 294, konstruktive 294  
 Evolutionsschema 294  
 Exkretfresser 452  
 Exkretion 101–103, 441  
 Exochorion 174  
 Exokutikula 13\*, 14, 20  
 Exomitose 223  
 Exopodit 284  
 Extirpation s. Ektomie  
 Exsudation 159, 372  
 Exules 358, 359  
 Exuvialdrüsen 231, 232\*  
 Exuvialflüssigkeit 231  
 Exuvialhöhle 231  
 Exuvie 225 231,  
  
 Fäulnisfresser 452  
 Faktoren, abiotische 428–450, ökologische 426, trophische 450–458  
 Faltenmine s. Ptychonom  
 Fangmaske 313\*, 314  
 Farben trüber Medien 32  
 Farbwechsel 511, morphologischer 290, 291\*, physiologischer 446\*, 447\*  
 Farsenol 252, 548  
 Faserkegel 13\*, 45\*, 46\*  
 Fastigium 53  
 Faulbrut (der Bienen) 488  
 Faulholzinsekten 453  
 Fazettenauge s. Komplexauge  
  
 Feld, elektrisches 449, elektromagnetisches 449, magnetisches 449  
 Fellbewohner 414  
 Femur (Schenkel) 8\*, 63  
 Fensterfraß 490  
 Fernwirkung (in der Entwicklung) 245  
 Fettkörper 11\*, 12, 159, 160\*, 195\*, 196  
 Fettspeicherung 161  
 Fettsynthese (im Fettkörper) 160, 161\*  
 Fettzellen 159, 160\*, 243  
 Feuchtholzinsekten 453  
 Feuchtigkeit 438–442  
 Feuerraupen 541  
 Fibroin 92  
 Filterkammer (der Homoptera) 102, 352\*, 354  
 Filzkammern (von Dipterenlarven) 47  
 Fixierung 518  
 Flagellaten 455  
 Flammenwerfer 545  
 Flankenhaut 48, 49\*  
 Fleckfieber (-typhus) 488  
 Flexor, galeae 59\*, laciniae 59\*, paraglossae 59\*, praetarsi (Krallenbeuger) 63, 64\*  
 Flossenbeine 370  
 Flügeladerung 66\*, 238  
 Flügelentwicklung 237, 238\*  
 Flügelgelenkkopf, pleuraler 64\*, 67  
 Flügelheber 67, 68\*  
 Flügelmuskeln (des Herzens) 155\*  
 Flügelnerv 128, 129\*  
 Flügelscheiden 227, 229\*  
 Flügelschlagrhythmus, myogener 72, neurogener 71  
 Flügelschuppen 233, 234\*  
 Flügelsenker 67, 68\*  
 Flügeltracheensystem, sekundäres 238  
 Flügelfelder 65  
 Flügelzellen 65  
 Fluggeschwindigkeit 74, 75  
 Flugmechanik, asynchrone 71, synchrone 71  
 Flugmuskel 12, 67, 68\*, 69\*  
 Flugmuskulatur (Tätigkeit) 68\*  
 Flugtypen, Coleoptertyp 368, Hymenoptertyp 379  
 Flugzeit 523  
 Fluktuation (im Massenwechsel) 530  
 Follikel 174, 175  
 Follikelwand 167\*  
 Folsäure 29\*, 100  
 Fontanelle 294  
 Foramen magnum (occipitale) s. Hinterhauptloch  
 Fortpflanzung, eingeschlechtliche 274, ge-

- schlechtliche 264, getrenntgeschlechtliche 264, ungeschlechtliche 263, zweigeschlechtliche 264
- Fortpflanzungsperiode s. Geschlechtsperiode
- Fragmentation 266
- Fraßgifte 545
- Frenulum 392
- Frischholzinsekten 453
- Frons (Stirn) 8\*, 53, 56\*
- Frontalganglion 10\*, 11, 55\*, 130, 131\*, 134\*
- Frontalin 478
- Frontalkonnektiv 55\*, 130, 131\*
- Frontalleiste 56\*
- Frontalnaht 56\*
- Frontalsack 155
- Frontalsinus 155
- Fruchtbarkeit 1, 2
- Fruchtgallen 502
- Frühentwicklung s. Primitiventwicklung
- Fühler s. Antenne
- Füllgewebe s. Mesenchym
- Fuß s. Tarsus
- Fulturae (Suspensorien) 59
- Fundatrix 358, 359
- Fundatrigenien 358
- Furca (im Thoraxskelett) 62
- Furca (der Collembolen, Sprunggabel) 303, 304\*, 346\*
- Furchung 178, äqual 181\*, holoblastisch 181\*, superfiziell 181, 182\*, total 181\*
- Furchungsenergidien 181
- Furchungshöhle 181
- Furchungskern 182\*, isopotenter 201
- Furchungsteilung 203\*
- Furchungszelle s. Blastomere
- FZ = Furchungszentrum 181, 187, 188\*, 210\*, 212\*
- Galea (äußere Kaulade) 58, 59\*
- Gallen (Cecidia), histoide 500, kataplasmatische 500, organoide 500, prosoplasmatische 500
- Gallenerzeuger s. Cecidozoa
- Gallenfarbstoffe 29
- Gammastrahlen 549
- Ganglienzellen 106\*, 107
- Ganglion 10\*, 11\*, epipharyngeales 134\*, mesothorakales 134, prothorakales 134\*
- Gangmine s. Ophionom
- Gangplatzmine s. Ophistigmatonon
- Gastrulation 178, mehrphasige 185, 186
- Gefiederbewohner 414
- Gehirn s. Cerebralganglion
- Gehirnhormon, adenotropes s. Ecdysiotropin
- Gehörorgan 119, 349\*, 350
- Geißelantenne 56
- Gelenk 49, 50, dikondyles 51, monokondyles 50\*, 51, primäres 51\*, sekundäres 51\*, tertiäres 51\*
- Genae 53, 54
- Gene (Erbanlagen) 263
- Generationenzahl 523
- Genitalien, exopore 386, 395
- Genitalkammer 78\*, 172\*, 173
- Genitalleisten 166
- Genitaltasche 172\*, 173
- Geotaxis 141
- Geradestreckung des Keimes (bei der Blastokinese) 193
- Geranion 476
- Germarium (Endfach der Eiröhre) 173
- Geruchsorgane 114–117
- Geschlechterverhältnis 268
- Geschlechtsbestimmung, genotypische 265, 266\*
- Geschlechtschromosomen 265
- Geschlechtsmerkmale, ornamentale 269, primäre 268, sekundäre 268, 269\*
- Geschlechtsöffnung 8\*, 9
- Geschlechtsorgane, äußere 77–79, innere 166–176, männliche 166–171, 167\*, weibliche 171–176, 172\*
- Geschlechtsperiode 177, 261, 262ff
- Geschlechtsstätigkeit 270
- Geschlechtswege 166, 171–173, 394\*, 395
- Geschmacksorgane 113
- Gesellschaftstrieb 467
- Gesellungsverband 467
- Gesundheitsschädlinge 541
- Gewebe, embryonales 519, larvales 519, mixoploides 265, primordiales 519
- Gewitter 450
- Gewöhnung 520
- Giftdrüsen, abdominale (bei Hymenopteren) 87
- Gifttiere 541
- Giganten (bei Ameisen) 382
- Gilsonsche Drüse 384\*, 386
- Glandulae sebaceae (Kittdrüsen) 394\*, 395
- Glc = Glucose 162, 163\*
- Gleichgewicht, biozönotisches 536, 537
- Gleichgewichtsorgane 118
- Gleitflug 75
- Gleitjäger 416, 418
- Gliazelle 106\*
- Gliederantenne 56, 57\*



- Gliederung des Insektenkörpers 7, 8\*  
 Gliosomen 106\*, 108  
 Globuli 108  
 Glomeruli 108  
 Glossen 58, 59\*  
 Glukosamin 17  
 Glutaminbildung 163  
 Glycerin 160\*  
 Glycin (Glykokoll) 100  
 Glykogenabbau 162  
 Glykogenase 99  
 Glykogensynthese 162, 163\*  
 Glykokoll s. Glycin  
 Glykoproteide 17  
 Glyoxylsäure 101\*  
 Gnathocephalon (Kieferkopf) 52  
 Golgiapparat 95, 96\*  
 Gonaden (Entwicklung) 243  
 Gonadenektomie (Kastrierung) 268  
 Gonadenverpflanzung 268  
 Gonadotropin 132, 133, 253  
 Gonapophysen 76\*, 77  
 Gonen (= die als Produkt der Meiosis entstehenden Zellen mit reduzierter Chromosomenzahl ohne Rücksicht auf ihre Form und Funktion) 264  
 Gonobasis 8\*  
 Gonochorismus 268  
 Gonopoden 8\*, 77  
 Gonostylus 8\*  
 Grabbein 349\*, 370  
 Gradation 531, 542  
 Gradient =! Abstufung, Stufe  
 Gradozön 528  
 Granulozyten 157  
 Gravitationsfeld 449  
 Greifbein 349, 356\*  
 Greifschutztracht 510  
 Grubenkegel 109\*, 111, 115\*  
 Grundmembran 14  
 Gruppeneffekt 459  
 Guanin 28  
 Gürtelpuppe 391  
 Gynandromorphen 267  
 Gynoparae 359  
 Gyroskop = Meßgerät für den Nachweis der Achsendrehung der Erde  
  
 Haar 13\*, 22, 23\*  
 Haarbildungszelle 13\*  
 Haarsensillen 109\*  
 Habitat 537  
 Hämoglobin 29, 158  
 Hämolymphe s. Blutplasma  
  
 Hämozyten s. Blutzellen  
 Hämozytoblasten 158  
 Häutung 7, 213, 225  
 Häutungsnaht s. Coronalnaht, 231  
 Häutungsspalten 231  
 Haftlappen s. Arolium  
 Haftzelle s. Kappenzelle  
 Halbdecken s. Hemielytren  
 Halshaut 55\*, 56\*, 60, 61  
 Halsschild 61  
 Halteren 118, 405  
 Haltering für Schuppen s. Schuppenbalg  
 Hangelklettern 415  
 Harnsäureabbau 101\*, -synthese 164\*  
 Harnstoff 101\*  
 Harpago 10\*, 11, 78\*, 79, 273  
 Hauptpigmentzelle 121\*, 122\*, 123  
 Haustellum 384\*, 385, 404  
 Haut s. Integument  
 Hautdornen 88  
 Hautpanzer (Hautskelett, Außenskelett) 7, 12  
 Hauttracheenatmung 153  
 Heißluftverfahren 545  
 Heliconom (Schneckenminen) 493\*  
 Hemicellulase 99, 455  
 Hemidesmosom 46  
 Hemielytren (Halbdecken) 347  
 Hemimetabolie 216  
 Hemmung 137, akzeptorische = Empfangshemmung  
 Hemmungszentrum 137, 138\*  
 Hensensche Linie 43\*, 44\*  
 Hermaphroditismus (Zwittertum), entwickelter 274, 275\*, funktioneller 274, rudimentärer 273  
 Herz 10\*, 11\*, 154, 155\*  
 Herzschlagfrequenz 156  
 Heterochromatin 264  
 Heterochromosom 264\*, 265, 266, multiples 266  
 heterodynamische Arten 516  
 Heterogamie, männliche 266, weibliche 266  
 Heterogonie (zyklische Parthenogenese) 274, (bei Cynipiden) 382, (bei Blattläusen) 358\*, 359, 360\*  
 Heterometabola 216  
 Heteromorphose 248  
 heteronom = ungleich  
 Heteropyknose, negative 266, positive 266  
 heterotroph 451  
 Hexachlorcyclohexan 546  
 Hibernation s. Überwinterung  
 Hiemalis 359

Hinterdarm 9, 10\*, 11, 97  
 Hinterflügel 8\*, 10\*, 11, bei Coleopteren Alae  
 Hinterhaupt 60  
 Hinterhauptsloch (Foramen magnum) 53, acrotrem 60, 61\*, mesotrem 60, 61\*, pantotrem 60, 61\*  
 Hinterleib s. Abdomen  
 Hinterpharynxpumpe 60  
 Histidin 100  
 Histoblasten, primordiale 230  
 Histogenese 230  
 Histolyse 230  
 Hitzetod 201  
 Hochzeitsflug (der Bienen) 476, (der Ameisen) 477  
 Hoden (Testes) 10\*, 11, 12, 167\*, 168  
 Hodenfollikel 167\*  
 Höhleninsekten 422  
 Hofplasma (Zentroplasma) 180  
 Hohldrüsen 83  
 Holometabolie 7, 288  
 Holophylie 297\*, 298  
 Holopneustier 150\*  
 Holzschädlinge, primäre 541, sekundäre 452, tertiäre 452  
 Homoergie = gleichartige funktionelle Beziehungen  
 homoioterm = gleichwarm  
 Homologie 293  
 Homometabola 216  
 Homometabolie 350  
 homonom = gleich  
 Honig 113  
 Honigtau 481  
 Hormon, adrenokortikotropes (bei Säugetieren vom Vorderlappen der Hypophyse abgegebenes Hormon zur Regulierung der Freisetzung der Steroidhormone der Nebennierenrinde) 484, gonadotropes s. Gonadotropin, prothoracotropes s. Ecdysiotropin  
 Hormondrüsen, neuroendokrine 133  
 Hospitalismus 541  
 Hüftgelenk 51\*, 59\*  
 Hüllen des Nervensystems 108  
 Hülleipithel, definitives 189, vorläufiges 189  
 Humeralqueradern 66\*  
 Humeralsklerit 66\*  
 Hydropyle 175, 201  
 Hygrorezeptor 110, 117  
 Hymenopterenblüten 504  
 Hypermetabola 222  
 Hyperparasit 486  
 Hyperpneustier 150\*  
 Hypnosen 140  
 Hypocerebralganglion (Occiputalganglion) 130, 131\*, 134\*  
 Hypocerebralganglion 55\*, 130  
 Hypodermis s. Epidermis  
 Hypognathie 60  
 Hyponom s. Mine  
 Hypopharynx 58, 56\*  
 Hypopleuralorgan (bei Siricidenlarven) 508  
 Hypopneustier 150\*  
 Hypopygium circumversum 405, inversum 400\*, 405  
 H-Zone 43\*, 44\*  
 Ileum (Dünndarm) 97  
 Imaginalanlage 226\*, 227, 230, (des Darmes) 241\*  
 Imaginalhäutung 213, 228, 229\*  
 Imaginalring 92, 240, 241\*  
 Imaginalscheibe 226\*  
 Imaginalzelle 230  
 imaginifugal, imaginipetal 213  
 Imago (Vollkerf), pl. Imagines 7, 213, pharate s. Stadium pharate  
 Imitation, soziale 467  
 Immenblumen 505  
 Immigration 185  
 Immobilisation (Ruhe) 136, 140  
 Implantation (Überpflanzung des Gewebes eines anderen Lebewesens) 245  
 Impulskoordination (Schaltung) 105  
 Incisivi 57, 58  
 Individuenreichtum 2  
 Indolchinon 26\*  
 Induktion, interblastematische 209, kumulative 520  
 Indusium 192  
 Informations-RNS 252, 265  
 Ingluvies s. Kropf  
 Inhibitoren (Blockierungs-, Hemmsubstanzen) 478  
 Inkrusten 17  
 Innenfaktoren (im Massenwechsel) 531  
 Inquilinen (Einmieter in Gallen) 480  
 Insekten, nutzbare 539, nützliche 540, schädliche 540  
 Insektenblütler s. Entomogamen  
 Insektizide, systemische 546  
 Insektizidresistenz 547  
 Insektorubin 28  
 Insektoverdin 29  
 Insertio (Muskelansatzstelle) 47  
 Instinkthandlung 142

- Integument (Haut, Körperdecke) 12–22, 13\*  
 Integument-Anhangsgebilde 22  
 Interferenzfarben 30  
 Interkalaradern s. Zwischenraumadern  
 Interkalarsegment 9, 53, 54  
 Internuntialneurone (Schaltneurone, asso-  
 ziative Neurone) 107  
 Interphasenkern s. Arbeitskern (Ruhekern)  
 Intersegmentalhaut 48  
 Intersex 267\*  
 Intersternit 49\*  
 Intertergit 49\*  
 Intima 9, 12  
 Invagination (Embolie, Einstülpung) 178,  
 185, 189  
 Inversion 264  
 Invertase 98  
 Ionenregulation 102, 448  
 Irispigment 121\*  
 Iristapetum 127  
 irreversibel = nicht wieder rückgängig zu  
 machender Vorgang  
 iso = gleich  
 Isoleucin 100  
 isopotent, Isopotenz = gleiche Fähigkeit  
 Isoxanthopterin 28  
 I-Streifen 43\*, 44\*  
  
 Johnstonsches Organ 57, 118, 119\*  
 Jugaladern (Jugales) 66  
 Jugendentwicklung (postembryonale Ent-  
 wicklung) 177, 211  
 Jugendstadium 213  
 Jugum 66\*  
 Jungfer 358, 359  
 Junglarve 213  
 Juvenilhormon 133, 252\*, 253, 548  
 Juxtafrons 53  
  
 K siehe auch C  
 Kadaverfauna 455  
 Kältestarre 433  
 Kältetod 201, 436, 437  
 Kämme 79  
 Kahlfraß 491\*  
 Kalk (im Integument) 20  
 Kalksucht s. Muscardine  
 Kappensehne 25\*, 46\*  
 Kappenzelle (Haftzelle) 109\*, 112\*  
 Karbon 286  
 Karenz 281  
 Karmin 540  
 Kasten 258  
  
 Kastration 268, parasitäre 485  
 Katalepsie 140  
 Katastrophentod 281  
 Kaudalkrümmung (bei der Blastokinese) 193  
 Kaukante der Mandibel 57  
 Kaumagen s. Proventriculus  
 Kaumuskeln 12  
 Keimanlage 182\*, 184, 188\*  
 Keimbahn 196  
 Keimblätter 178, 185  
 Keimentwicklung 177, 178–179, 183\*, Ty-  
 pen 209–211, 210\*  
 Keimhautplastem 180  
 Keimhüllen 183\*, 189–194  
 Keimstreif 186, immerser (versenkter) 191\*,  
 superfizieller 191  
 Kentromorphismus 471  
 Kernpolyeder 489\*  
 Kesselfallenblumen 505  
 Ketacarotenoide 30  
 Kettenreaktionen 137  
 Kieferkopf s. Gnathocephalon  
 Kieme, physikalische 153  
 Kinese 140, 141  
 Kinetochor s. Zentromer  
 Kittdrüsen s. Glandulae sebaceae  
 Klammerfüße, semicoronate 390  
 Klammerklettertyp 414\*, 415  
 Klauen s. Krallen  
 Klebfangbein 349\*  
 Klemmfallenblumen 505  
 Kleptoparasitismus s. Diebsvergesellschaft-  
 tung  
 Kliokinese 141  
 Kniegelenk 50\*, 51\*, 59\*  
 ko(ad)aptiert = harmonisch sinnvoll an-  
 gepaßt  
 Koagulozyten (Zystozyten) 157  
 Köcher (der Trichoterenlarven) 385  
 Königinsubstanz 476  
 Körnchenkugeln 231  
 Körperdecke s. Integument  
 Körpergröße 299  
 Körpertemperatur 428\*  
 Kohlenhydratstoffwechsel 162  
 Kohlenwasserstoffe, chlorierte 546  
 Kollagen-(Gerüsteiweiß-)fasern 47  
 Kollaterale (Nebenzweige des Neuriten)  
 106\*, 107  
 Kolossalfasern 108  
 Kommensalen 482, Kommensalismus (Mit-  
 esser) 480  
 Kommissur 128, 131\*  
 Kompaßbewegung s. Menotaxis

- Komplexauge 10\*, 11, 122–127, 122\*, 124\*, 125\*, 235\*, 236, 237, 241  
 Konditionierung (der Nahrung) 458  
 Konfluenzmuster 104, 238, 247  
 Konidien (abgeschnürte Außensporen bei Pilzen) 488  
 Konkurrenztyp (im Massenwechsel) 532  
 Konnektiv 106\*, 128  
 Konnektivnerven 128, 129\*  
 Kontaktinsektizide 545  
 Kontraktion des Keimes (in der Blastokinese) 193  
 Konus 122\*, 123  
 Konvektionsstrom = Übertragungsstrom  
 Konvergenz 293 (= gleichsinnige evolutive Entwicklung verschiedener Strukturen, die gleiche oder ähnliche Funktion erfüllen)  
 Kopf s. Caput, mesotremes 377  
 Kopfpumpen s. Antennenampullen  
 Kopfblase s. Ptilinum  
 Kopfdrüsen 83, ventrale 55\* s. Ventraldrüsen  
 Kopfkeim 187, 188\*  
 Kopfklappen 182\*, 183\*, 185  
 Kopfkrümpfkeim 187, 188\*  
 Kopfstellung, hypognath 60, orthognath 60, prognath 60  
 Kopfthoraxkeim 187, 188\*  
 Kopulation (Begattung) 270, 271  
 Kopulationsapparat, sekundärer 316  
 Kopulationsstellung 273  
 Korrelation = gegenseitige Abhängigkeit  
 Kortikoide = Hormone der Nebennierenrinde bei Säugetieren  
 Koten 100  
 Kräuselerkrankung der Rübe (durch Beta-Virus 3) 488  
 Kraftfelder (Reizzonen) 544  
 Krallen (Ungues) 63  
 Krallenbeuger s. Flexor praetarsi  
 Krankheitserreger 541  
 Krankheitsüberträger 541  
 Kranzfüße, coronate 390  
 Krausesche Zwischenmembran s. Z-Linie  
 Kreiselstabilisatoren 118  
 Kreuzfalte 210\*, 211  
 Kreuzresistenz 547  
 Krise (im Massenwechsel) 531 = Regressionsphase  
 Kristallkegel 121\*, 122\*, 123  
 Kristallzelle 121\*, 122\*, 123  
 Kropf (Ingluvies) 9, 92, 93\*  
 Kryptendarm 351, 352\*  
 Kühlhaus 545  
 Kugelgelenk 50\*  
 Kurzkeim 187  
 Kutikula 11\*, 13\*, 14, 15  
 kutikuläre Strukturen 21  
 Kutikulin 14, 20  
 Labellen 403\*, 404  
 Labialdrüse 9, 10\*, 11, 83, 93\*  
 Labialeinheit 53, 55\*  
 Labialganglion 129\*  
 Labialnerv 129\*, 130  
 Labialniere 306  
 Labialpalpus 58, 59\*  
 Labialsegment 54  
 Labium (Unterlippe) 8\*, 10\*, 11, 58, 59\*, 284  
 Labralnerv 55\*, 131\*  
 Labrum (Oberlippe) 8\*, 54, 58, 59  
 Labyrinth, basales 95, 96\*  
 Lacinia (innere Kaulade) 58, 59\*  
 Lackdrüsen 85  
 Lactase 98, 99  
 Lactoflavin 100  
 Längsadern 65  
 Lästlinge 540  
 Lagena 394\*  
 Laich 460, 461\*  
 Lamina analis 76, 77  
 Lamina basalis s. Grundmembran  
 Lamina dentata (Signum) 394\*, 395  
 Lamina ganglionaris 122\*, 129, 131\*, 311\*  
 Langkeim 187, 188\*  
 Larva coarctata pharata s. Scheinpuppe (s. auch Larve)  
 Larvalgallen, prodromale 502  
 Larvalhormon s. Juvenilhormon  
 Larvalorgane 7  
 Larve (Larva) 213, acephale 218, 219\*, 401, apode 218, 219\*, asselförmige 218, cam-poide 218, 219\*, 385, coarctata pharata 222, cyclopoide 218, 219\*, englerlingförmige 218 (s. auch Engerling), erucoide (eruciforme) 218, 385, eucephale 218, 219\*, 400, 401\*, eumere 218, 219\*, hemicephale 401, metapneustische 401\*, oligomere 218, 219\*, oligopode 218, 219\*, poly-pode 218, 219\*, protopode 187, 218, 219\*  
 Larvenhäutung 223  
 Larviparie 278  
 Larynx 333  
 Latenzphase 543  
 Latenzzeit 518  
 Laterosternit 62\*  
 Laterotergit 75, 76\*



- Laufen 70\*  
 Laufklettertyp 415  
 Lebensdauer 281  
 Lebensgemeinschaft s. Biozönose  
 Lebenserwartung 437  
 Lebensformtypen 413  
 Lebensraum s. Biotop  
 Legeapparat, -bohrer, -säbel, -stachel s. Ovipositor  
 Leibeshöhle 153, 154\*, 196  
 Leibeshöhlenträchtigkeit 280  
 Leichenfauna 455  
 Leichenfresser 452  
 Leimring 545  
 Lepidopterenblumen 505  
 Leptotän 168, 169\*  
 Lernen 139  
 Leuchtorgane 165, 372, 407  
 Leucin 100  
 Leucopterin 28  
 Leukismus 27  
 Leukozyten, chromophile 157  
 Lichenase 99  
 Licht 442–447, polarisiertes 124, 125\*  
 Lichtfangerät 545  
 Lichtückenreaktion 141  
 Lichtsinn, dermaler 120  
 Liebesspaziergang (bei Termiten) 471  
 Liebeswerbung (courtship) 478  
 Ligatur (Abschnürung) 245  
 Ligula 58, 367  
 Linsenkörper 121\*  
 Lipase 98, 99  
 Lipoide = fettähnliche Substanzen  
 Lobopodium 51\*  
 Lobus externus s. Galea  
 Lobus internus s. Lacinia  
 Lobus opticus 53, 55\*, 122\*, 128, 129\*, 131\*  
 Lochfraß 490, 491\*  
 Locktracht 511  
 Lokomotionsmuskel 45  
 Lora (Zügel) 379\*  
 Luftsäcke 148  
 Luftströmung 448  
 Lutein 30  
 Luzifuszin 107  
 Lycopin 29  
 Lyonnettsche Drüse 91  
 Lyozytose 231  
 Lysin 100  
 Macrotrichia s. echte Haare  
 Maden, acephal 218, eucephal 218, hemicephal 218  
 Magnetfeld (der Erde) 449  
 Magnetotaxis 450  
 Maikäferjahr 523  
 Makroklima (Großklima) 535, 536  
 Makronukleozyten 157  
 Malpighigefäß (Malpighische Gefäße) 9, 10\*, 11\*, 93\*, 98, 101, 196, 240  
 Maltase 99  
 Mandibel 8\*, 10\*, 11, 55\*, 56\*  
 Mandibeladduktor 134\*  
 Mandibलगelenk 56\*  
 Mandibulardrüse 9, 10\*, 11, 83, 93\*  
 Mandibulareinheit 52, 55\*  
 Mandibularsegment 9, 54  
 Manna 540  
 Manubrium 410  
 Markfortsatz s. Dendrit  
 Marksicht 108  
 Marsupium 278, 466  
 Massenvermehrung 531  
 Massenwechsel 514, 525, 538, 542  
 Massenwechselgebiet 542  
 Mastdarm s. Rectum  
 Materialschädlinge 544  
 Matrizen-RNS s. Informations-RNS  
 Matrix (= Mutter- oder Bildungszellen eines Organs z.B. der Tracheen) 148  
 Maxillardrüse 9, 10\*, 11, 83  
 Maxillareinheit 52, 55\*  
 Maxillarpalpus (Palpus maxillaris) 58, 59\*  
 Maxillarsegment 9, 54  
 Maxille 8\*, 10\*, 11, 55\*, 56\*, 58, 59\*  
 Maxille II s. Labium  
 Mechanorezeptor 111\*  
 Medialader (Media) 10\*, 11, 65, 66\*  
 Medialcubitalader 66\*  
 Medialquerader 66\*  
 Medianfrontalorgan 307  
 Mediotergit 76\*  
 Medulla externa 122\*, 129, 311\*  
 Medulla interna 122\*, 129  
 Mehrfachbildung 248  
 Meiosis 168  
 Mekonium 102, 229  
 Melanin 26\*, 27  
 Melanisierung 159  
 Melanismus 27\*  
 Melissinsäure 20  
 Melittin 541  
 Membrana cephalothoracica 272  
 Membrana (Tunica) propria 92, 160\*  
 Membran, 8\*, 15, peritrophische 96\*, 97, postsynaptische 105

- Membrana vitellina (Dotterhaut) 174  
 Membranzelle s. tormogene Zelle  
 Menotaxis (Kompaßbewegung) 141  
 Mentum 58, 59\*  
 Merkmale, archaische 214, caenogenetische 214, palingenetische 214  
 Meron 63  
 Mesadenien (mesodermale Anhangsdrüsen der Vasa deferentia) 166  
 Mesenchym (Füllgewebe) 178  
 Mesenteron s. Mitteldarm  
 Mesentoderm 196  
 Mesepithel 186  
 Mesoderm 178, 186, 196  
 mesoeuryhydr 515  
 mesoeuryplastisch 515  
 Mesokutikula 14, 19  
 Mesonotum 8  
 Mesophragma 43\*, 69  
 Mesopraephragma 69  
 Mesoscutellum 348  
 Mesosternum 8  
 Mesothorax 8\*, 9  
 mesotrem (= von griechisch mesos mitten und trema Loch: Kopfkapsel, die das verkleinerte Hinterhauptsloch mitten in ihrer hinteren Wand trägt) 62  
 Merozönose 535, 537  
 Mesozoikum 288  
 messenger-RNS s. Informations-RNS  
 Metabolie 177  
 Metacoxale 62  
 Metallfarben 30  
 Metamerie = Gliederung des Körpers in gleichartige Abschnitte  
 Metamorphose 177, 211–260, äußere 226 bis 229, innere 218, 229–244  
 Metamorphosehäutung 223  
 Metamorphosetypen 215  
 Metaphase 169\*  
 Meta(post)phragma 69  
 Metapneustier 150\*  
 Metanotum 8  
 Metasternum 8  
 Metathetelie 257  
 Metathorax 8\*, 9  
 Metathoraxdrüsen (der Blattschneiderameisen) 88  
 Methionin 18, 19, 100  
 Micellen 15, 16\*, 17  
 Mikrofibrillen 15  
 Mikroklima 535  
 Mikronukleozyten 157  
 Mikropyle 175, 180  
 Mikrotrichia 21  
 Mikrotubuli 13\*, 21, 45\*, 46\*, 107\*  
 Mikrovilli 94, 120  
 Mimese 511  
 Mimikry (Scheinwantracht) 512, Müllersche 512  
 Mine (Hyponom) 492, beidseitige 492\*, epidermale 492\*, interparenchymale 492, oberseitige 492\*, parenchymale 492\*, unterseitige 492\*  
 Minierer 496  
 Miniergallen, matrogene 502  
 Mitesser s. Kommensalen  
 Mitochondrien, in Muskeln (Sarkosomen) 41\*, 42\*, in Neuronen (Neurosomen) 107\*, in Spermatozoen 170\*  
 Mitose, anastrale 176  
 Mitteilungsvermögen 146  
 Mitteldarm 9, 10\*, 11\*, 94–97, 196  
 Mittelgelenkstück (Pterale 2) 67  
 Mittellammelle (der Flügel) 238\*  
 Mittelmembran 43\*  
 Mittelplatte 182\*, 185, 186, 195\*  
 Mittelschuppen 23  
 Mittelstrang 195\*  
 Mixocoel 153, 196  
 Mnemotaxis 142  
 Moderfresser 453  
 Modifikationen 260  
 Mola 57, 58\*  
 monogyne Ameisen 477  
 Monophylie 297\*, 298  
 monovoltin 442  
 Monozön 528  
 Morphe 258  
 morphogenetische Einheit 53, 55\*  
 Morphotyp (der Schillerschuppen) 31\*, 32  
 Mortalität (Absterbeordnung) 427, 436  
 Mortalitätsdiagramm 438, 439\*  
 Mortalitätsquote 427  
 Morula s. Sterroblastula  
 Mosaiktyp (des Insektenes) 205–209  
 Mucopolysaccharide 15  
 Mulmfresser 452, 453  
 MU-Metallkästen = Kästen aus einer besonderen Metallegierung, die wegen ihrer guten Leitfähigkeit die äußeren Magnetfeldlinien in sich vereinigt, wodurch ein von ihr umgebener Raum frei von Magnetfeldlinien bleibt  
 Mumienpuppe (Pupa oblecta) 228, 402  
 Mund 59, 92, 93\*  
 Mundwerkzeuge, leckend saugende 403\*, 404, orthopteroide 57, 58\*, 59\*, stechend

- saugende 345–347, 400\*, 404, 408\*, 410  
 Muscardine (Kalksucht der Seidenraupe) 488  
 Musculus mesapodema furcalis s. Zwi-  
 schenmuskel  
 Muskelansatz 47  
 Muskelfasern 240\*  
 Muskelursprung 47  
 Muskulatur 34, 35\*, 36, 37\*, 38\*, 39\*, 41–47,  
 239  
 Mustergliederung 235, 236  
 Musterorte 34, 39\*  
 Mutterkornpilz 488  
 Mutualismus 481, 504  
 Mykosen 488  
 Myoblasten 39, 240\*  
 Myofibrille (Sarkostyle) 41\*, 42\*, 43\*, 44\*,  
 240\*  
 Myofilament 41, 42\*  
 myogen = von Muskeln erzeugter Impuls  
 Myolemm s. Sarkolemm  
 Myoplasma s. Sarkoplasma  
 Myosine 43  
 Myosinfilamente 43, 44\*  
 Myricin 20  
 Myrmekophilie (Ameisenfreundschaft) 481  
 Myzetom 508, 509  
 Myzetophyten 160\*, 488, 508, 509  
  
 NAD = Nicotinamid-*adenin-dinucleotid* 162  
 Nachahmungstrieb 467  
 Nachbarschaftswirkung (in der Entwick-  
 lung) 245, 248, 249  
 Nachtfalterblumen 505  
 Nackengabel (der Papilionidenraupe) 83  
 Nährzelle 174  
 Naganaseuche 487  
 Nahrung 100  
 Nahrungsdotter s. Deutoplasma  
 Naht 50  
 Nasutus 328\*  
 N-Azetyldopamin 18, 19\*  
 Neala (Jugum) = ein kleiner Bezirk an der  
 Flügelbasis, der durch eine zweite Furche  
 (Jugalfurche, Anojugalfalte) abgegliedert  
 ist 405  
 Nebenzweigzelle 121\*, 122\*, 123  
 Nebenscheibe 43\*  
 Nebenzweig des Neuriten s. Kollaterale  
 Neometabola 216  
 Neopterin 29  
 Neotenie 222  
 Neotenin s. Juvenilhormon  
  
 Neo-Y-Chromosom 267  
 Nephridien (segmental-paarig angeordnete,  
 vom Coelom nach außen führende Ex-  
 kretionsorgane, wie sie bei den Anneliden  
 typisch ausgebildet sind) 83, 285  
 Nephrozyten 340  
 Nervenbahnen, afferente 103, 104, efferente  
 103, 104  
 Nervenfortsatz s. Neurit  
 Nervensystem 9, 103–108, 128–130, stoma-  
 togastrisches (Viszeralnervensystem) 130,  
 sympathisches 128, 129\*, 130  
 Nervenzelle s. Neuron  
 Nervus connectivus 131\*, 133, 134\*  
 Nervus corporis cardiaci 132, 249  
 Nervus procurrens 130, 131\*  
 Nervus recurrens 55\*, 130, 131\*  
 Nerv, unpaarer 134\*  
 Nesselhaare (Brennhaare) 88, 541  
 Netzaugen s. Komplexaugen  
 Netz-(Reticulo-)plasma 180  
 Neurallamelle 106\*, 108  
 Neuralrinne 183\*, 196  
 Neuralwülste 183\*, 195\*, 196  
 Neurilemma 106\*  
 Neurit (Axon, Nervenfortsatz) 105, 106\*,  
 107  
 Neuroblasten 183\*, 186, 194, 195\*  
 neurogen = von Nerven erzeugter Impuls  
 Neurohämälorgan 132  
 Neurofibrillen 107\*  
 Neuroglia 106\*, 108  
 Neurohormon 132, 446  
 Neuron (Nervenzelle), anaxones 105, asso-  
 ziatives 106, 107\*, bipolares 105, 107,  
 effektorisches 107, monaxones 105, mo-  
 torisches 106\*, 107, multipolares 105,  
 unipolares 105, 107  
 Neurosom s. Mitochondrien  
 Newtonsche Formel für den Wärmeaus-  
 gleich unbelebter Körper 429  
 Niacin 100  
 Nicotinsäure 100  
 Nidi s. Regenerationsnester  
 Nigrismus 27\*  
 Nisselschollen s. Tigroidschollen  
 Nodus 313\*, 315  
 Notum 61, 66  
 Nützlinge (nützliche Insekten) 540  
 Nutzinsekten (nutzbare Insekten) 539  
 Nymphe 213  
  
 Oberflächenepithel s. Blastoderm  
 Oberflächenplasma (Periplasma) 180

- Oberhaut s. Epidermis  
 Oberkarbon 286  
 Oberkiefer s. Mandibel  
 Oberlippe s. Labrum  
 Oberschlundganglion s. Cerebrum  
 Occipitalganglion s. Hypocerebralganglion  
 Occipitalnaht 54, 56\*  
 Occiput 8\*, 56\*  
 Ocellus (Ozelle, Stirnauge) 8\*, 9, 10\*, 11, 55\*, 121, 127  
 Ökoklima 535, 536  
 Ökologie 412, 426–427  
 Ökosystem 528, 534  
 Öldrüsen 86  
 Ölsäure 161\*  
 Önozyten 165, 231, 243  
 Önozytoide 157, 158, 165  
 Ösophagus (Speiseröhre) 92, 93\*, 134\*  
 Oidien (= Dauerzustände einzelner Zellen der Myzelien gewisser Pilze) 508  
 Oktoploidie 223  
 Okulareinheit 53  
 oligomer 218  
 Oligonephria 98  
 Oligopause 519, 520, 521  
 oligostenoplastisch 515  
 oligostenotherm 515  
 Ommatidium 235\*, akones 122\*, 123, eukones 121\*, 122\*, 123, pseudeukones 122\*, 123  
 Ommatine 28  
 Ommidin 28  
 Ommine 28  
 Ommochrome 28  
 Oncopodium 51\*  
 Ontogenese (Entwicklung) 177  
 Oogenese 174  
 Oogonien 174  
 Ooplasma (Bildungsplasma) 174, 180  
 Ooporus 394\*  
 Oozyte (Eizelle) 174  
 Operculum s. Cephalotheca  
 Ophionom (Gangmine) 493  
 Ophistigmatonom 493, 494  
 opisthogoneat = Geschlechtsöffnung nahe dem Hinterleibsende gelegen 285  
 Organe, dynamische 118, euphallische 78, hämatopoietische 158, phagozytäre 158, propriorezeptive 118, pseudophallische 78, statische 118, 417, pulsierende 156\*  
 Organfelder, selbstdifferenzierende 246  
 Organsystem, primäres 246  
 Orientierungsflug 142  
 Origo (Muskelursprung) 47  
 ortho-Chinon 18  
 Orthognathie 60  
 Orthokinese 141  
 orthopteroide Mundwerkzeuge 57, 58\*, 59\*  
 Osmose = Übergang des Lösungsmittels einer Lösung in eine stärker konzentrierte Lösung durch eine feinporige Membran, die nur für das Lösungsmittel, aber nicht für den gelösten Stoff durchlässig ist  
 Osmoseregulation 102, 448  
 Ostiolen (vorgebildete Hautspalten) 159  
 Ostium 10\*, 11, 154, 155\*, bursae (bei Lepidopteren) 394\*  
 Oszillation (im Massenwechsel) 530  
 oszillographische Darstellung = Aufzeichnung von mechanischen oder elektrischen Schwingungen in Form von Wellenlinien  
 Ovarialmyzetom 340  
 Ovariole (Eiröhre) 10\*, 11\*, 12, 173, 175\*, dieroistische 174, meroistische 174, 175\*, panoistische 174, 175\*, polytrophe 174, 175\*, telotrophe 174, 175\*  
 Ovaryp, orthopteroider 172\*  
 Oviparie 278  
 Ovipositor (Legeröhre, Legestachel) 10\*, 11, 77, orthopteroider 77  
 Oviruptor s. Eizahn  
 Ovoviviparie 278  
 Ozellarsystem (auf Lepidopterenflügel) 39, 40\*  
 Ozelle s. Ocellus  
 Pachytän 168, 169\*  
 Pädogenese 276  
 Palaeometabola 216  
 palingenetisch = stammesgeschichtlich alt  
 Palisadenparenchym (botanisch) 492\*  
 Palpifer 59\*  
 Palmitinsäure 161\*  
 panmiktisch, (Panmixie = unterschiedslose Mischung erblicher Anlagen durch unbehinderte Kreuzung innerhalb einer Fortpflanzungsgemeinschaft) 296  
 Pantonom 494  
 Pantothensäure 100  
 Parabiose (= operative Vereinigung zweier Versuchstiere) 245, 253  
 Paraglossen 58, 59\*  
 Paramere 8\*, 77\*, 167\*, 273  
 Parametabola 217\*  
 Parametabolic 350  
 Paranota 61, 149\*, 150, 286, 287\*  
 Parapause 519, 521  
 Paraphylie 297\*, 298



- Parapodien 51  
 Paraproct (ventrolaterale Analplatte) 8\*, 76\*, 77  
 Parascutum (Pterale 1) 71  
 Parasitenreservoir 528  
 Parasitismus (Parasitic) 483  
 Parasyndese 264  
 Parenchymsauger-Gallen 502  
 Parökie 479  
 Pars intercerebralis 132  
 Parthenogenese, degenerative 276, diploide 276, exzeptionelle 274, fakultative 274, haploide 276, geographische 276, konstante 274, obligatorische 274, somatische 276, zyklische (Heterogonie) 274  
 Partnersuche 270  
 Patagia 388\*, 389, 391  
 Pathogenie 486  
 Paurometabola 216  
 Paurometabolie 127\*, 350  
 Pebrine 487  
 Pedicellus 57\*  
 Penis (Phallus) 10\*, 11, 78  
 Peptidase 99  
 Pericardialdrüsen 134\*, 135  
 Pericardzellen 11\*, 132, 135  
 Pericardsinus (Dorsalsinus) 154\*  
 Perilemm 106\*  
 Perimysium 41, 45\*  
 Perineuralsinus (Ventralsinus) 154\*  
 Perineurium 106\*, 108  
 Periode, kritische (sensible) 34, 245, 257  
 Periodizität, jahreszeitliche 522, 532  
 Periplasma (Oberflächenplasma) 180, 184  
 Peripneustier 150\*  
 Periproct s. Telson  
 Peritonealhülle, larvale 240  
 Peritrachealdrüsen (bei Nematoceren) 134  
 peritrophische Membran 93\*  
 Periviszeralsinus 154\*  
 Perm 288  
 Permeabilitätskonstante (= die Permeabilität einer Membran für einen gegebenen Stoff ausgedrückt als Quotient seiner Diffusionskonstante; Dicke der Membran in cm/sec. Dabei ist die Diffusionskonstante die Menge des Stoffes (in Mol), die in der Zeiteinheit (sec) durch eine Flächeneinheit (cm<sup>2</sup>) bei einem Konzentrationsgradienten von 1 (Mol/cm) diffundiert) 114  
 Permeation 95  
 Pest 488  
 Pflanzenschädlinge 541  
 Pflanzenschutz, integrierter 549  
 Phagodeterrentien 548  
 Phagostimulantien 548  
 Phagozytose (phagozytieren) 157, 159, 231  
 Phallobasis 78\*, 167\*  
 Phallus s. Penis  
 pharat (Entwicklungsstadium in der abgelösten Kutikula des vorhergehenden Stadiums) 213  
 Pharynx (Schlund) 9, 56\*, 59, 92, 93\*  
 Pharynxpumpe 60  
 Phase (bei der Keimentwicklung), oligopode 183\*, 188, polypode 183\*, 187, protopode 183\*, 187  
 Phase (bei Wanderheuschrecken) 468–470  
 Phenetik s. numerische Taxonomie  
 Phenoloxydase 18, 28  
 Phenylalanin 100  
 Pheromon (Sozialwirkstoff) 270, 467, 474  
 Pheromondrüsen 91  
 Phloëmsauger 498, 499  
 Phoresie 480  
 Phosphorverbindungen, organische 546  
 Photoperiode 442, 443\*, 521  
 Photorezeptoren 120–127  
 Phonotaxis 141  
 Photo(topo)taxis 141  
 Phragma (Falte) 25\*, 48  
 Phylacobium 481  
 Phyllonom s. Blattmine  
 Physiogenese 521  
 Physogastric (physogaster) 19, 261, 274, 329  
 Physonom (Blasenmine) 493  
 Phytomimese 511  
 Phytophagen 452  
 Phytonekrophagen 452  
 Phytosaprophagen 452  
 Pigmente 28  
 Pigmentstoffwechsel 164  
 Pilzgärten 472\*  
 Pilzkörper (Corpora pedunculata) 130, 131\*  
 Pilzkrankheiten (Mykosen) 488  
 Pilzzucht (der Termiten) 472, 506, (der Ameisen) 88, 477, 506, (der Käfer) 506, (der Holzwespen) 506, 507  
 Pinozytose-Vesiculae 158  
 Pirschjäger 416  
 Plasmatozyten 157  
 Plastron, am Ei 180  
 Plastronatmer 153  
 Platzmine s. Stigmatonome  
 Plesiomorphie 293  
 Pleuralfalte 76  
 Pleurallinie 76\*  
 Pleuralleiste 62\*

- Pleuralnaht 62\*
- Pleuralmuskel, epimeraler 67, episternaler 67
- Pleuropodien 183\*, 188\*, 189, 193
- Pleurum 67
- poikilotherm (wechselwarm) 428
- Polkörperchen 196
- Polstermembran 20
- Plicalader 65, 66\*
- Polyëderkrankheit (Polyëdrose) 489
- Polyembryonie 262
- polygyne Ameisen 477
- Polymerisation = Zusammenschluß mehrerer Moleküle einer Verbindung zu größeren Molekülen durch Absättigung freier Valenzen oder Restvalenzen ohne Abspaltung eines Reaktionsprodukts (Molekulargewicht, vervielfältigt sich, die prozentuale Zusammensetzung bleibt aber erhalten)
- Polymetabola 221, 222\*
- Polymorphismus 260, 382, 471, chromosomaler 264
- Polynephria 98
- Polyphylie (polyphyletisch) 297\*, 298
- Polyploidie (Vervielfachung des Chromosomensatzes in den Zellen) 223
- polystenoion 515
- polystenoplastisch 515
- Polytaenie 223
- polyvoltin 442, 522
- Population 513, 514
- Populationsdichte 514
- Populationsdynamik 514
- Porenkanäle (der Kutikula) 21
- Porphyrine 29
- Porta atrii 242\*
- Postantennalorgan 304
- Postcubitus s. Plicalader
- Postfrons 53
- Postgena 56\*
- Postgenealbrücke 60
- Postmentum 58, 59\*
- postmetabole Veränderungen 177
- Postmola 367
- Postnotum 66\*
- Postoccipitalnaht 53, 54, 56\*
- Postoccipitalleiste 56\*
- Postoccipt 8\*, 53, 56\*
- Postorbitalia 53
- Poststernit 48
- Posttergit 48
- Potenzamplitude 520
- Präadaption 547
- Prädatoren (Räuber) 548
- Präantennalsegment 9, 53
- Präcoxopodit 284
- Präkutikula = Prokutikula (prae ist zeitlich und pro örtlich vor, hier ist prae besser)
- Prämandibel 400
- Prämandibulareinheit 53, 55\*
- Prämentum 58, 59\*
- Präoralhöhle 56\*, 60
- Präpupa 213, 218
- Präperm(at)ide 169
- Prästernit (Acrosternit) 48, 49\*
- Prästoma 60
- präsumptiv = vorweggenommen
- Prätarsalgelenk 51\*
- Prätarsus 8\*, 51\*, 52, 63
- Prätergit (Acrotergit) 48, 49\*
- Präzession 266
- Primärepithel s. Blastoderm
- Primärlarve 213
- Primitiventwicklung (Frühentwicklung) 178, 181–189
- Primitivrinne 182\*, 185, 186
- Primordialzellen 230
- Probiose 479
- Procephalon (Vorderkopf) 52, 54, 187
- Procerebrum 53, 54
- Proctodaeum 186
- Proctodeal-Nahrung 474
- Profurca 69
- Prognathie 60
- Prognose 543
- Progression 543
- Prohämocyten 157
- Prokutikula 14, 15
- Prometabola 216
- Pronotum 8
- Pronymphe 213
- Propleurum 69\*
- Propneustier 150\*
- Prosocerebrum (= Ganglienpaar des Präantennalsegments) 53, 54
- Prosommatidien 331, 338
- Prosklerotin 17
- Prosternum 8
- prothetische Gruppe = der meist einfachere, als Wirkungsgruppe anzusprechende Bestandteil eines Enzyms, der verbunden ist mit dem Träger oder Apoenzym, das stets ein hochkomplizierter kolloidaler Eiweißkörper ist. Beide sind nur zusammen wirksam.
- Prostomium (Kopflappen der Anneliden) 52, 54

- Protease 98, 99  
 Proteinasen vom tryptischen Typ (= dem Trypsin ähnlich) 456  
 Prothetelie 257  
 Prothorakaldrüsen 134\*, (bei Wasserkäfern) 87  
 Prothorakalhörnchen 401\*  
 Prothorax 8\*, 9  
 Prothoraxdrüsen s. Prothorakaldrüsen  
 Protocerebralbrücke 130, 131\*  
 Protocerebralkommissur 130  
 Protocerebrallobus 129, 131\*, 311\*  
 Protocerebrum (Archicerebrum + Proso-cerebrum) 10\*, 11, 53, 54, 128, 129\*, 131\*, 134\*  
 Prochatechusaure 18  
 Protostomier 285  
 prototypisch = urbildlich  
 Proventriculus (Kaumagen) 92, 93\*, 94\*  
 Pseudergat 471  
 Pseudobursa 394\*  
 Pseudocerci (Urogomphi) 365  
 Pseudochrysalis s. Scheinpuppe  
 Pseudocoel 153  
 Pseudokonus 122\*, 123  
 Pseudomeron 410  
 Pseudonychien 303, 304\*  
 Pseudoplazenta 193, 279  
 Pseudopodien = Scheinfüßchen, fließende Vorwölbungen des Zellkörpers, die Gegenstände umfließen und einschließen können  
 Pseudotracheen 404  
 Pseudozellen 303  
 Pterale (1, 2, 3, 4) 67  
 Pteridin 28  
 Pterin 28  
 Pterine 28, 29\*  
 Pteroxylglutaminsäure 100  
 Pterothorax 69  
 Ptilinium (ausstülpbare Kopfblase) 228\*, 229, 398  
 Ptychonom (Faltenmine) 493  
 Puffbildung 265  
 Pulvillen 63, 64\*  
 Punkteim 194  
 Pupa (Puppe), 213, 217, adectica 220\*, 221, coarctata 220\*, 221, dipharata 221, exarata 220, 221\*, 409, libera 220\*, 221, 409, obtecta 220, 221\*, pharata 220\*, 221  
 Puparisierung 233\*  
 Puparium 227  
 Pupiparie 278, 279  
 Puppenepithel (des Darms) 240  
 Puppenhülle 227  
 Puppenkokon 227  
 Puppenkutikula 232, 233\*  
 Puppentypen 220–221  
 Puppenwiege 227  
 Purinstoffwechsel 164\*  
 Putzpfoten 393  
 Putzscharte 79\*  
 Putzsporn 79\*  
 Pygidialdrüsen 86, 87\*  
 Pygidium (Afterschild) 369\*, 370  
 Pygopodium (Haken am Hinterleib) 77, 365\*, 385  
 Pylorus 93\*, 97  
 Quarantänevorschriften 544  
 Queradern 65, 66\*  
 Querstreifung (der Muskulatur) 43\*  
 Quieszens 519, 520  
 Quotient, respiratorischer 152  
 Q-Streifen 43\*, 44\*  
 Radialader (Radius) 10\*, 11, 65, 66\*  
 Radialquerader 66\*  
 Radiomedialader 66\*  
 Radiostrahlen 450  
 Radiowellen 449  
 Räuber (Prädatoren) 416, 417  
 Räubertum s. Episetie  
 Rammkammer 464, 465\*  
 Rasse, geographische 260, ökologische 260, physiologische 260  
 Rassenkette 260  
 Rassenkreis 260  
 Raubbein 326\*, 328, 346\*, 349, 356\*, 361\*  
 Raubentoparasitismus 527  
 Raumorientierung 139  
 Raupen 219\*, 388\*, 389  
 Raupenfackel 545  
 Reaktionen, bedingte s. Assoziationshandlungen, optomotorische 140, phobische 141  
 Reaktionsauswahl 139  
 Reaktionsbreite 514  
 Reaktionslage 515  
 Reaktionsnorm 260, 428, 514  
 Reaktionstyp, fixierter 516, nicht fixierter 515  
 Receptaculum seminis (Spermatheka) 10\*, 11, 172\*, 173, 271, 394\*, 395  
 Rectalpapille 9, 10\*, 11, 93\*, 97, 101, 102  
 Rectum 9, 97  
 Reduktion, somatische 224  
 Reduktionsteilung 169

- Reflex 136
- Reflexbluten 159, 303
- Reflexbogen 136, 137\*
- Regelung, biologische 548
- Regeneration, pathologische 248, physiologische 248, reparative 248, traumatische 248
- Regenerationsherd 95
- Regenerationskrypten 96
- Regenerationsnest 95\*, 96
- Regenerationszellen 95\*
- Regression 543
- Regulationsfähigkeit 248
- Regulationstyp (des Eies) 201
- RGT- (Reaktions-Geschwindigkeit-Temperatur-)Regel 432
- Regurgitationsfütterung 474
- Reifefraß 261
- Reifung, postmetabole 261
- Reiz, osmotischer 113
- Reizzone (Kraftfeld) 544
- Rekreszenz 543
- Relationen, heterotypische 479, homotypische 458
- releasers 468
- Remetabola 217\*
- Repellentien 548
- Resilin 17, 18
- Resistenz, physiologische 547, gegen Schädlinge 544
- Resorption 95
- Resultante (Resultierende) = Ergebnisgröße von verschiedenen, gerichteten Bewegungen (z.B. Vorwärtsbewegung + Auftrieb), die durch einen Pfeil in bestimmter Länge und Richtung dargestellt wird
- Reticulo-(Netz-)plasma 180
- Reticulum, endoplasmatisches (in Mitteldarmzellen) 95, 96\*, (in Neuronen) 107, sarkoplasmatisches 42\*, 44
- Retina 121\*
- Retinaculum (bei Collembolen) 303, 304\*, (am Hymenopterenflügel) 379\*, (am Lepidopterenflügel) 392
- Retinapigmentzellen 122, 123
- Retinin 120
- Retinol 100, 120
- Retinula 123
- Retraktor (der Mundwinkel) 55\*
- Rezedenzgebiet 542
- Rezeption 103
- Rhabdom 121\*, fusioniertes 120
- Rhabdomer 120
- Rhabdorium (Stäbchensaum) 94, 95\*
- Rheotaxis 141
- Rhodommatin 28
- Rhythmik, circadiane 446, endogene 446
- Rhibagisches Organ 272\*, 273
- Riboflavin 100
- Ribonukleinsäure (RNS) 265
- Ribosomen 95, 96\*
- Richtungskerne 176
- Riechhaar 110, 115
- Riechkegel 109\*, 110, 115
- Riechplatten 111
- Riechstäbchen 109\*, 110
- Riesenchondriosphäre 170, 171\*
- Riesenchromosom 265, in Speicheldrüse 223, in trichogener Zelle 224
- Riesenfaser (Kolossalfaser) 108
- Ringdrüse (Weismannscher Ring) 134, 135\*, 253
- Ringmuskeln 49\*
- RNS s. Ribonukleinsäure
- Röntgenstrahlen 549
- Ruderbein 417, 418\*
- Rückengefäß (Herz + Aorta) 154\*, 155\*, 183\*, 197, 243
- Rückenschluß (des Embryo) 183\*
- Rüsselscheide (der Lepidopterenpuppe) 229\*
- Ruderbein 348\*, 349, 370
- Rufinismus 28
- Ruhekern s. Arbeitskern
- Ruhelosigkeit (Aktivitätsmaximum) 433
- Ruhr (der Honigbiene) 487
- Rumpfganglion 128
- Rumpfgelenk 59\*
- Saccus sebaceus 394\*
- Sättigungsdefizit = Differenz zwischen dem Sättigungsdruck der Luft (wenn sie soviel Wasser in dampfförmigen Zustand aufgenommen hat, wie sie überhaupt aufnehmen vermag) und dem wirklich vorhandenen Dunstdruck
- Saftsauger 497
- Saisondi- (bzw. poly-)morphismus 443\*
- Salviarium 58, 59\*, 93\*
- Salviariummuskeln 56\*
- Salzgehalt des Wassers 448
- Salzrezeptor 114
- Samenblase s. Vesicula seminalis
- Samenleiter s. Vas deferens
- Samenpumpe 168, 273
- Sandfallsteller 420\*
- Sandschuhe 424\*
- Sarkolemm (Myolemm) 41, 42
- Sarkomer 43, 44\*



- Sarkoplasma (Myoplasma) 41, 42  
 Sarkosomen s. Mitochondrien  
 Sarkostyle s. Myofibrille  
 Sarkotubuli s. Reticulum  
 Saugmagen 393  
 Saugrüssel (bei Hymenopteren) 377, (bei Lepidopteren) 391  
 Saugschädengallen 502  
 Saugzangen (bei Dytiscidenlarven) 367, (bei Planipennialarven) 362  
 Scapus 56, 57\*  
 Schabefraß 490  
 Schadgebiet 542  
 Schädlinge (schädliche Insekten) 452, 540  
 Schaftzelle s. trichogene Zelle 22  
 Schalen, sekundäre 192  
 Schalendrüse 284  
 Schaltneurone s. assoziative Neurone  
 Schaltung 105  
 Scharnierbildung 50\*  
 Schartenfraß 491  
 Schaufelbeine 349  
 Scheinpuppe (Larva coarctata pharata) 222  
 Scheinwartracht s. Mimikry  
 Scheitel s. Vertex  
 Schellack 85, 540  
 Schenkel s. Femur  
 Schenkelring s. Trochanter  
 Schiene s. Tibia  
 Schillerfarben 30  
 Schirmpigment (akzessorische Pigmente) 28, 120  
 Schlafsucht (der Raupen) 488  
 Schlafkrankheit (des Menschen) 487  
 Schlafzustand 140  
 Schleimdrüsen 85  
 Schlingenfangbein 397  
 Schlittengelenk 50\*  
 Schlüpfen 229\*  
 Schlüsselreiz 143, optischer 270  
 Schlund s. Pharynx  
 Schlundgerüst 401, 402\*, 403\*  
 Schlundkonnektiv 128  
 Schlundring 9  
 Schlupfwespen 527  
 Schmarotzerbienen 486  
 Schmarotzerhumeln 486  
 Schmeckhaare 115\*  
 Schmuckmerkmale 269  
 Schneckenmine s. Heliconom  
 Schneepflugs (bei Fellbewohnern) 414\*  
 Schreckreaktion (phobische Reaktion) 141  
 Schrecktracht, mimetische 512, nicht mimetische 512  
 Schreiten 70\*  
 Schrillader 80\*  
 Schrillkante 80\*  
 Schrillorgane s. Stridulationsorgane  
 Schuppen 22, 23, 24, 25, Entwicklung 237, Feinbau 23  
 Schuppenbalg (Haltering) 23  
 Schuppenbildungszelle s. trichogene Zelle  
 Schutztracht 511  
 Schwärmerblumen 113  
 Schwammparenchym (botanisch) 492\*  
 Schwanzanhänge s. Cerci  
 Schwanzgeißel (des Spermatozoon) 169\*, 170\*  
 Schwarm (der Bienen) 476, (der Heuschrecken) 1, 469  
 Schwarzbeinigkeit der Kartoffel (Erreger: Bakterium *Erwinia phytophthora*) 488  
 Schwimnjäger 416, 417  
 Schwirrflug 74\*  
 Scutellum (Schildchen) 368, 369\*  
 Sectorquerader 66\*  
 Sector Radii (Radiussektor) 66\*  
 Segeln s. Gleitflug  
 Segmentbildungszone 187, 188\*  
 Segmentierung 186, primäre 48, 49\*, sekundäre 48, 49\*  
 Sehen, musisches 123  
 Sehkommisur 129, 131\*  
 Sehnen, epidermale 46, hypodermale 45\*, 47, kutikulare 46, pseudohypodermale 47, subepidermale 45\*, 47  
 Sehnervenzone 122\*  
 Sehpigment 120  
 Sehschärfe 126\*  
 Sehzelle 120, 121\*  
 Seide 89, 91, 102, 540  
 Seidendrüsen 89  
 Seidenpresse 91  
 Seitenplatte 182\*, 185, 186  
 Seitenstreifen 183\*  
 Sekretfarben 30  
 Sekretformer 82  
 Sekretion, apokrine 95\*, holokrine 95\*, merokrine 95\*  
 Sekretkanälchen (der Drüsenzellen) 82  
 Selbstgliederung (der Keimanlage), bilateral 204, intrablastematisch 204, metamerisch 204  
 Selbstregulation im Ökosystem 528  
 Sempersche Zellen s. Kristallzellen  
 Seneszens s. Altern  
 Sensillen, chemorezeptorische 115\*, optische 120, stiftführende s. Skolopidium, s.

- auch Sensillum  
 Sensillenliquor 110  
 Sensillum ampullaceum 111, basiconicum 110, 116\*, campaniformum 111, coeloconicum 111, olfaktorisches 116\*, placodeum 111, trichodeum 110, 116\*  
 Sepiapterin 28  
 Serin 163  
 Serizin 92  
 Serosa (extraembryonales oder definitives Hülleepithel) 183\*, 184, 188\*, 189  
 Serosakutikula 193  
 Scrotum 168  
 Setae s. echte Haare  
 Sexuales 359  
 Sexualdimorphismus 268, 269\*  
 Sexuallockstoffe s. Sexualpheromon  
 Sexualpheromon 270, 467, 478, 548  
 Sexualrasse 274  
 Siebröhrensauger s. Phloëmsauger  
 Signum s. Lamina dentata  
 Simultanmuster (simultan = gleichzeitig entstehend) 35\*, 36  
 Sinnesborste 235\*  
 Sinnesflasche 109\*  
 Sinneskörper 109\*, 110  
 Sinneskuppel 109\*, 111  
 Sinnesorgane 109–127, 241, chemorezeptorische 113, epipharyngeale 131\*, hypopharyngeale 131\*, zusammengesetzte 113  
 Sinnesplatte 109\*, 111  
 Sinusschuppe 23  
 Sinneszellen 106  
 Skelettierfraß 490  
 Skelettmuskelsystem 48  
 Sklavenraub (bei Ameisen) 486  
 Sklerit 15  
 Sklerotin 17  
 Sklerotisierung 18, 19\*  
 Skolopalorgan s. Subgenualorgan, Skolopidium  
 Skolopidium 111, 112\*, 235, amphinematisches 109\*, 112, mononematisches 109\*, 112, 325  
 Skolops (Stift) 112\*  
 Skotasmus 27  
 Sohlenbläschen s. Euplantula  
 Soldat (bei Ameisen) 380\*, 382, (bei Termiten) 327\*, 328, 474, s. auch Nasutus  
 Somatopleura s. parietales Blatt  
 Sonderung der Organanlage 178  
 Sozialparasitismus (Staatsparasitismus) 486  
 Sozialwirkstoffe s. Pheromone  
 Spaltfuß 284  
 Spalthüfte 328  
 Speicheldrüse 91  
 Speichelgang 56\*  
 Speichelpumpe 346  
 Speiseröhre s. Ösophagus  
 Spermatheca s. Receptaculum seminis  
 Sperm(at)iden 167\*, 169  
 Spermatogenese 168, 169\*  
 Spermatogonien 167\*, 168  
 Spermatohistogenese 169, 170\*  
 Spermatophagen 272  
 Spermatophore 170, 271, 272\*, 273, 284  
 Spermatozoen 169, 170\*, apyrene 171  
 Spermatozyte 167\*, 168, 169  
 Spermaübertragung, direkt 271, indirekt 271  
 Spermide 170\*  
 Spermien 167\*  
 Spermienkopf 170  
 Spermiodesmien (Spermiozeugmen) 170  
 Spermium s. Spermatozoen  
 Sphärolazelle 158  
 Sphinkter (Schließmuskel) 311  
 Splanchnopleura s. viszerale Blatt  
 Spina 48, 62\*, 63, 69\*  
 Spinasternum 63  
 Spindel 169\*  
 Spinndrüse 91  
 Spiraculum s. Stigma  
 Spiralfaden (Taenidium) 147\*, 148  
 Sporne 23, 70  
 Spritzmuster 35\*, 36  
 Sprungbeine 349, 370  
 Sprungvorrichtung (der Elateridae) 370  
 Spurnaht (Sulcus) 50  
 Squama (Squamula) 367\*, 368, 405  
 Staatsparasitismus s. Sozialparasitismus  
 statische Organe 351  
 Stammesgeschichte 286–288  
 Stammnerv 128, 129\*  
 Starre, reflektorische 140  
 Stearinsäure 161\*  
 Stechapparat 378\*  
 Stechkammer 382  
 Stelzenzellen 231, 237, 238\*  
 Stemmata 122, 127  
 Stemmzapfen (der Trichopterenlarven) 385  
 Stenöken, Stenökie 419, 422–425, 514  
 Stenogastrie 275\*  
 Stenoplasie 514  
 stenotop 420, 538  
 Sterblichkeit s. Mortalität  
 Sterine (Sterole) 100, 250  
 Sternacosta 63  
 Sternit 8\*, 10\*, 11

- Sternmine s. Asteronom  
 Sternum 48, 49\*, 62, 76\*  
 Sternummuskeln 67  
 Sterol s. Sterin  
 Sterroblastula s. Morula  
 Sterrogastrula 185  
 Steuermuskeln 67  
 Steuerung (Triggervorgang) 105  
 Stiftchensaum s. Rhabdomer 120  
 Stigma (Spiraculum) 8\*, 10\*, 11\*, 12, 76, 147  
 Stigmatonom (Platzmine) 493\*  
 Stigmenkammer 242\*  
 Stigmenmund 147\*  
 Stigmennarbe (verschlossenes Stigma) 336\*, 337  
 Stigmenverschluß 147  
 Stigmenverteilung (auf die Körpersegmente) 150\*  
 Stigmenvorhof (Atrium) 147\*  
 Stimulatoren 118  
 Stinkdrüsen 88  
 Stinkmorchel 113  
 Stipes 58, 59\*  
 Stirn s. Frons  
 Stirnauge s. Ocellus  
 Stirnapotom 55  
 Stocklack 85  
 Stoffe, essentielle 100, 101 s. auch Vitamine  
 Stoffwechsel, intermediärer s. Zwischenstoffwechsel 427, 428 (Einfluß auf Vermehrungspotential und Mortalität)  
 Stoffwechselwasser 440, 457  
 Stomodaeum 55\*, 131\*, 183\*, 186  
 Stomodealnahrung 474  
 Strahlung, kosmische 449, terrestrische 449  
 Stratozönose 535, 536  
 Stratum 535, 536  
 Streckung (bei der Blastokinese) 193  
 Strickleiternnervensystem s. Bauchmark  
 Stridulation 324, 350  
 Stridulationsorgane (Schrillorgane) 80, 370  
 Stridulieren 271  
 Strömung im Medium 448  
 Strukturen, epidermale 21  
 Strukturfarben 30  
 Strukturteil 535, 537  
 Stürzpuppe 391  
 Stützzellen (des Nervensystems) 108  
 Subalare 67, 69\*  
 Subcosta 10\*, 11  
 Subcoxa 49\*, 51\*, 52, 63  
 Subcoxalgelenk 51  
 Subgenitalplatte 8\*, 10\*, 11, 77, 78\*, 173  
 Subgenualorgan s. Skopalorgan 119  
 Subkutikula 14, 15  
 Subimago 216, 310  
 Submentum 58, 59\*  
 Subösophagealganglion (Unterschlundganglion) 9, 128, 129\*, 131\*, 134\*  
 Suchbewegung 140\*  
 Sukzession 266, 452, 453, 455, 456  
 Sulcus (Spurnah) 25, 50  
 Superlingua 55\*, 59  
 Supraösophagealganglion s. Cerebralganglion  
 Superpositionsauge 122\*, neuronales 124, 125\*, optisches 124\*, Schleistung 126\*, 311\*  
 Suspensorien (Fulturae) 56\*, 59  
 Suturæ (echte Nähte) 50  
 Symbiontenkrypten 351, 508  
 Symbiontophagie 482  
 Symbiose 480, 481, 483  
 Symphilen 482  
 Symphylum 508  
 Symplesiomorphie 297  
 Synapsen 105, 107\*  
 Syncerebrum, primäres 55\*  
 synchron = gleichzeitig  
 Syndesen 49, 50\*  
 Synechthrie 482, 483  
 Synergist 547  
 Synöken 482  
 Synökologie 426, 534  
 Synusie 535  
 Synzytium (durch Verschmelzung mehrerer Zellen entstandene mehrkernige Plasmamasse) 41  
 System, endokrines (inkretorische Organe) 104, 132–135  
 Systematik, phylogenetische 296  
 Taenidium s. Spiralfaden  
 Tagfalterblumen 505  
 Tarsus (Fuß) 51\*, 63, (bei Coleopteren) 367\*, 370  
 Tasthaar 109\*, 110, 118  
 Tastkegel 110, 118  
 Taxis 141  
 Taxon 292  
 Taxonomie, dynamische 297, numerische 296  
 Tegmina 324  
 Tegula (Schüppchen) 66\*, 67, 379\*, 388\*, 391  
 Telophragma 43  
 Telopodit 49\*, 51\*, 59\*  
 Telotaxis 141

- Telson 9, 76\*, 77  
 Temperatur 201, 428–438  
 Temperaturmodifikation 259\*  
 Temperaturregulation 429, chemische 524, physikalische 523  
 Temperatursinn 117  
 Tentorium 25, 53, 54, 55, 56\*  
 Tentoriumarme 55, 56\*  
 teratologisch = mißgebildet  
 Tergalgelenkstück, hinteres (Pterale 4) 67, vorderes (Pterale 1) 66\*, 67  
 Tergalhebel 66\*, 67  
 Tergit (Rückenplatte) 8\*  
 Tergum 48, 49\*, 65, 66\*, 76\*  
 Terminalfaden (Endfaden der Eiröhre) 173  
 Terminalfilum (Verlängerung des letzten Abdominaltergits) 306, 307, 310\*  
 Terminalia (Endsegmente des Abdomens) 76  
 Termitenbauten 471, 472\*  
 Termitophilie (Termitenfreundschaft) 481  
 Tertiär 288  
 Testes s. Hoden  
 tetanisch = steif durch Muskelstarrkrampf  
 Tetradenbildung 168, 169\*  
 Tetraploidie 223  
 Textilschädlinge, keratinfressende 455–458  
 Thanatose (Totstellen) 140  
 Thelytokie 274  
 Thermopräferendum (Vorzugstemperatur) 434  
 Thermorezeptoren 110, 117  
 Thiamin 100  
 Thigmotaxis 141  
 Thorakalganglion 128  
 Thorax (Bruststück) 9, 61–75,  
 Threonin 100  
 Tibia (Schiene) 8\*, 9, 51\*, 63  
 Tibiotarsus 51\*, 52  
 Tiefenschuppen 23  
 Tigroid-(Nissel-)schollen 107  
 Titillator 78\*, 167\*, 273  
 Tod, natürlicher 281, physiologischer 281  
 Tönchenpuppe (Pupa exarata dipharat coarctata) 227, 402  
 TF- (Temperatur-Feuchtigkeits-) Vitalitätsentwicklungsoptimum 438, 439\*  
 Tonerzeugung 350  
 Tonofibrillen 25\*, 45\*, 46\*  
 Tonus 139  
 Topotaxis 141  
 Torma (Spange des Epipharynx) 56\*, 59  
 tormogene Zelle (Membranbildungszelle) 13\*, 22  
 Totstellen s. Akinese, Thanatose  
 Trabekel-Schuppen 23  
 Trachee 10\*, 11, 147\*, 148, 195\*, 196  
 Tracheenendzelle 147\*, 148  
 Tracheenkapillare s. Tracheole  
 Tracheenkieme 153, 310\*  
 Tracheensystem 147–153, 149\*, 242  
 Tracheentapetum 122\*, 127  
 Trachein 148  
 Tracheole (Tracheenkapillare) 147\*, 148  
 Tracht, aggressive 511, befremdende 512, kaenophylaktische 512, kryptophylaktische 511, prophylaktische 511, pseudoaposematische 512, sematophylaktische 511, schreckende 512, sympathische 511, synaposematische 512  
 Transducer (Energiewandler) 105  
 Transformationsmuskeln 239, 240\*, 249  
 transformieren = umbilden  
 Translokation, interchromosomale 264, reziproke 267  
 Transmitter (chemischer Übertragungsstoff) 105  
 Transpiration 440, 441  
 Transplantation (Überpflanzung) 245  
 Trehalosesynthese 162, 163\*  
 Trichobothrien 110, 332\*, 333  
 trichogene Zelle (Schaftzelle, haarbildende Zelle) 13\*, 22  
 Trichome (unechte Haare) 21, (bei Symphilen) 82  
 Trichromgemisch nach MALLORY (komplizierte histologische Färbemethode mit Säurefuchsin, Anilinblau und Orange G) – 19  
 Trichterwarzen (bei Lymantriidenraupen) 83\*  
 Trigger-(Steuer-)vorgang 105  
 Triglycerin 160\*  
 Tritocerebralkommissur 129\*  
 Tritocephalon 54  
 Tritocerebrum 53, 54, 128, 129\*, 130, 131\*, 134\*  
 Triungulinuslarve 222, 441, 480, 486  
 trivoltin 442  
 Trochanter (Schenkelring) 8\*, 9, 51\*, 63  
 Trochantinopleurum 61, 62\*  
 Trochanterofemur 49\*, 51\*, 52  
 Trochantinus 62\*  
 Trochophoralarve 187  
 Trockenholzinsekten 453  
 Trommelfell s. Tympanum  
 Trommelmuskeln (der Zikaden) 41  
 Trommeln (der Zikaden) 271



- Trommelorgane 80, 349, 350  
 Trophallaxis 474  
 Trophamnion 192  
 Tropotaxis (erregungssymmetrische Einstellung) 141  
 Tryptophan 100  
 T-System (Tubulsystem), transversales (der Muskeln) 42\*  
 Tunica 303, 304\*, propria 47, 92  
 Turbanauge 311\*  
 Turgormuskel 45  
 Tympanaldeckel 349\*, 350  
 Tympanalhöhle 350  
 Tympanalorgane 120, 320\*, 321\*, 325, 393  
 Tympanum (Trommelfell) 120, 349\*, 350  
 Tyrosin 18, 19\*, 26\*, 27  
 Tyrosinase 27  
  
 UDP (Urindindiphosphat) 162, 163  
 Übersommerung (Aestivation) 520  
 Übervermehrung 469, 544  
 Übervölkerung (crowding) 458, 531, 532, 544  
 Überwachung s. Epibolie  
 Überwinterung (Hibernation) 477, 519  
 Uhr, physiologische 447  
 Ulmensterben 488  
 Umgebungstracht 511  
 Umrollung (bei der Blastokinese) 193  
 Umstimmung 138  
 Umwelt 412, 413  
 Umweltlabilität 260  
 Ungewohnttracht 512  
 Ungues (Krallen) 63, 64\*  
 Unguitractor 63, 64\*  
 univoltin 523  
 Unterkühlung 437  
 Unterlippe s. Labium  
 Unterkiefer (Mittelkiefer) s. Maxille  
 Unterkiefertaster s. Maxillartaster  
 Unterschlundganglion s. Subösophagalganglion  
 Uraniatyp (der Schillerschuppen) 31\*, 32  
 Uratzellen 160\*, 164  
 Urdarmhöhle 178  
 Urgeschlechtszellen 173, 196  
 Uricinase 101  
 Urin 102  
 Urmund s. Blastoporus  
 Urogomphi (Pseudocerci) 365\*, 369\*  
 Urspermatogonie 167\*  
 Uterus 279  
 UTP (Uridintriphosphat) 162, 163\*  
 Utriculus 394\*  
  
 Vagilität s. aktive Ausbreitung  
 Vagina 172\*  
 Vaginalträchtigkeit 279  
 Vakuole = Bläschen im Plasma  
 Valenz, ökologische 514  
 Valin 100  
 Valvifer 76\*, 77  
 Valvula 8\*, 76\*, 77, cardiaca 92, 93\*, 94\*, pylorica 93\*, 97, rectalis 93\*, 97  
 Valvulatrichter 97  
 Van't Hoffsche Regel 432  
 Varianten, ökologische 260, physiologische 260  
 Variation 260  
 Vas deferens 10\*, 11, 166, 167\*  
 Ventraldrüsen 133, 134\*, 249  
 Ventralkörper 130, 131\*  
 Ventralkrümmung (des Keimes bei der Blastokinese) 193  
 Ventralsinus s. Perineuralsinus  
 Ventraltubus 303, 304\*  
 Ventricularganglion 10\*, 11, 130, 131\*  
 Ventricularnerv 134\*  
 Verbergetracht (kryptophylaktische Tracht) 511  
 Verbreitungsgrenzen 538  
 Verbrennungswärme 429  
 Verdauung 99–101, extraintestinale 99  
 Verdunstung 429  
 Verfälschung 50\*  
 Verhalten 103, 135–146, (Sozialverhalten) 466  
 Verhaltensresistenz 547  
 Vermehrungskoeffizient 543  
 Vermehrungspotential 427  
 Vermehrungsteilung 168  
 Vermittlungsplatte 66\*, 67  
 Verpuppung 227  
 Verschleppung s. passive Ausbreitung  
 Versonsche Drüsen 235\*, 393  
 Vertex (Scheitel) 53, 56\*  
 Verzahnung 50\*  
 Vesikel, synapthischer 105  
 Vesicula seminalis 10\*, 11, 168  
 Vesicularapparat 334  
 Vestibulum 394\*, 395  
 Vibrorezeptor 110, 118  
 Vierstrangstadium s. Tetradenbildung  
 Vigortoleranz 547  
 Virga (Rute) 78  
 Virgo 358  
 Virginigenien 358  
 Virosen (Viruskrankheiten) 489

- Viszeralnervensystem s. sympathisches Nervensystem  
 Visceronom 493\*  
 Vitalitätsentwicklungsoptimum 437  
 Vitalitätsoptimum 436, 437  
 Vitamine 100  
 Vitellarium 173  
 Vitellophagen 185  
 Viviparie 278, 280  
 Vögel (als Insektenfeinde) 526  
 Vogelschutz 548  
 Voltinismus 442  
 Vorbeugemaßnahmen 544  
 Vorderdarm 9, 92  
 Vorderflügel 8\*, 10\*, 11  
 Vorderkopf s. Procephalon  
 Vorderpharynxpumpe 60  
 Vorhof s. Atrium (vom Stigma)  
 Vorhofpforte s. Porta atrii  
 Vorkiebanlage 184, 188\*  
 Vorkern, männlicher 176, weiblicher 176  
 Vorpuppenphase 227  
 Vorratsschädlinge 544  
 Vorzugstemperatur 434  
  
 Waben 475\*  
 Wachs 540  
 Wachsdrüsen 85  
 Wachskanal filamente 21  
 Wachsschicht 14, 20, (von Serosakutikula und Chorion) 200  
 Wachstum, allometrisches (heterogenes) 215\*, isometrisches (harmonisches) 224, larvales 222, 223  
 Wachstumskurve 254\*  
 Wachstumsphase (im Massenwechsel) 530  
 Wärmeleitung 429  
 Wärmeregulation 429  
 Wärmestarre 433  
 Wärmestrahlung 429  
 Wärmetod 436, 437  
 Wanderheuschrecken 75, 155, 321, 468  
   -470\*, 545, 549  
 Wanderverband 467  
 Wangen s. Genae  
 Warntracht (aposematische Tracht) 512  
 Warzen 25  
 Wassergewinn 440  
 Wasseranteil am Körpergewicht 438  
 Wasserhaushalt 102, 438  
 Wasserinsekten 417-419  
 Wasserläufer 416  
 Wasserrezeptorzelle 113  
 Wasserströmung 448  
  
 Wasserverlust 440, 441  
 Wechselgesang 350, 351\*  
 Wehrdrüsen 86  
 Wehrstachel (der Aculeata) 382  
 Weismannscher Ring s. Ringdrüse  
 Werbemittel (Reizmittel) 271  
 Wespenblumen 504  
 Wiederverkürzung (des Keimes in der Blastokinese) 193  
 Winterer 359  
 Wipfelkrankheit (der Nonnenraupen) 489  
 Wirtswechsel (der Blattläuse) 358\*, 359  
 Wohndichte 514  
 Wundheilung 159  
 Wundverschluß 159  
 Wurzellaus 359  
  
 Xanthommatin 28  
 Xanthophyll 29  
 Xanthopterin 28, 29\*  
 X-Chromosom 266  
 Xylemsauger 500  
  
 Z siehe auch C  
 Zahl der Häutungen 225, der Insektenarten 1\*  
 Zahlenverhältnis der Geschlechter 268  
 Zapfen 23  
 Zeichnung 32, 33\*, 34  
 Zelle, inkretorische 108, neurosekretorische 108, 131\*, 132, 249, trichogene 195\*, 196, 234\*, tormogene 234\*  
 Zellhaufen, polarer 186  
 Zellplasmaauger (Zellsaftschlürfen) 497  
 Zellwachstum 223  
 Zementschicht 14, 21  
 Zementschichtdrüsen 84\*  
 Zentralkörper (des Gehirns) 53, 130, 131\*  
 Zentralnervensystem 103, 104, 196  
 Zentriol s. Zentrosom  
 Zentromer 263  
 Zentro-(Hof-)plasma 180  
 Zentrosom 168, 170  
 Zervikaldrüsen s. Ventraldrüsen  
 Ziegenfeige 505  
 Zikadenjahr 523  
 Zirkulationsorgane 153-157  
 Z-Linie 43\*, 44\*  
 Zonula adhaerens 46  
 Zoom 535  
 Zoomimese 511  
 Zoonecrophagen 452  
 Zoophagen 452  
 Zoosaprophagen 452

Zoozönose 535	Zwischensehne 45*, 47
Zuckerrezeptor 114	Zwischenstoffwechsel (intermediärer Stoffwechsel) 100
Zusammenbruch (im Massenwechsel) 531	Zwittertum s. Hermaphroditismus
Zwergkeim (durch Schnürung) 202*	Zygotän 168, 169*
Zwilling (nach Anstich oder Spaltung des Eies) 202*	Zystozygoten s. Koagulozygoten
Zwischenmembran s. Z-Linie	Zytozentrum s. Zentrosom, Zentriol
Zwischenmuskel 68*, 71	Zytologie (des Wachstums) 223

## Maße und Gewichte

1 mm (Millimeter) = 1000 $\mu\text{m}$ (Mikrometer) oder $\mu$ (My = Mikron)
1 $\mu\text{m}$ = 1000 nm (Nanometer) oder $\text{m}\mu$ (Millimikron)
1 nm = 10 Å (Ångström-Einheiten) = $10^{-9}$ m = 1 Millionstel mm
1 Å = 0,1 nm = $10^{-10}$ m
1 g = 1000 mg (Milligramm)
1 mg = 1000 $\mu\text{g}$ (Mikrogramm) oder $\gamma$ (Gamma)
1 picogram = 1 Billionstel g
1 Hz (Hertz) = 1 Schwingung/Sekunde
1 kHz (Kilohertz) = 1000 Schwingungen/Sekunde
1 lx (Lux) = Beleuchtung einer im Abstand 1 m senkrecht zur Strahlenrichtung stehenden Fläche durch eine Lichtquelle von der Stärke 1 HK (Hefnerkerze)
1 HK = Lichtstärke in waagerechter Richtung einer 40 mm hohen Flamme von Amylacetat, an rundem, 8 mm dickem Docht aus einem 0,15 mm starken Neusilberrohr gebrannt.



# Fachbuchauswahl

## Zoologie

Kükenthal/Renner

### **Leitfaden für das Zoologische Praktikum**

17., Neub. Aufl. 1978. XVI, 475 S., 224 Abb., Ln. DM 48,—

Der Erfolg dieses Buches beruht auf der überaus geglückten Synthese zwischen einer theoretischen und einer praktischen Einführung in die Morphologie der Tiere. Auf Kapitel, die die wichtigsten morphologischen und zum Teil auch fortpflanzungs-biologischen Eigenarten der entsprechenden Tiergruppen behandeln, folgen Anleitungen zur praktischen Arbeit an ausgewählten und leicht zu beschaffenden Objekten. Diese Kombination ist didaktisch günstig und verleiht dem Werk eine Vielseitigkeit, die es zu einem unentbehrlichen Leitfaden sowohl für den Studenten, als auch für den Lehrenden werden läßt.

Penzlin

### **Lehrbuch der Tierphysiologie**

2., überarb. u. erg. Aufl. 1977. 550 S., 296 Abb., 46 Tab., kart. DM 39,—

Remane/Storch/Welsch

### **Kurzes Lehrbuch der Zoologie**

3., Neub. u. erw. Aufl. 1978. XVI, 553 S., 286 Abb., Ln. DM 49,—, kart. DM 39,80

In Verbindung mit:

Remane/Storch/Welsch

### **Studienhilfe Zoologie**

1001 Fragen und Antworten

3., Neub. Aufl. 1977. VI, 122 S., Ringheftung DM 14,80

Schlieper/Hanke/Hamdorf/Horn

### **Praktikum der Zoophysiologie**

4., völlig Neub. Aufl. 1977. XIV, 350 S., 226 Abb., 39 Tab., kart. DM 39,—

Steiner

### **Zoomorphologie in Umrissen**

65 Tafeln zum Vergleichen der Eumetazoen mit über 900 Einzeldarstellungen

1977. XIV, 134 S., 65 ganzs. Taf., Ringheftung DM 32,—

Götting

### **Malakozoologie**

Grundriß der Weichtierkunde

1974. X, 320 S., 160 Abb., Ln. DM 64,—



**Gustav Fischer Verlag**  
**Stuttgart · New York**



# Fachbuchauswahl

## Zoologie

Brauns

**Taschenbuch der Waldinsekten**  
Grundriß einer terrestrischen  
Bestandes- und Standort-Ento-  
mologie

3., bearb. Aufl. 1976. XXVI, 817  
S., 947 Abb., davon 111 Abb. auf  
16 Taf., kart. cplt. DM 38,—

**Band 1:** Systematik und  
Ökologie

**Band 2:** Ökologische Freiland-  
Differentialdiagnose, Bildteil

Jacobs/Renner

**Taschenlexikon zur Biologie der  
Insekten**

Mit besonderer Berücksichtigung  
mitteleuropäischer Arten  
1974. VIII, 635 S., 1145 Abb., kart.  
DM 38,—, Ln. DM 58,—

Jacobs/Seidel

**Systematische Zoologie:  
Insekten**

Systematik, Morphologie, Anato-  
mie, Embryologie

1975. 377 S., 638 Abb., kart.  
DM 18,—

Kaestner

**Lehrbuch der Speziellen  
Zoologie**

**Band 1 Wirbellose**

**3. Teil: Insecta A. Allgemeiner  
Teil.** 1972. 272 S., 182 Abb., 1  
Porträt, Ln. DM 24,—

**B. Spezieller Teil.** 1973. 634 S.,  
405 Abb., Ln. DM 42,—

Dixon

**Biologie der Blattläuse**

1976. VIII, 82 S., 36 Abb., 4 Bild-  
taf., kart. DM 12,80

---

**Entomologica Germanica**

Zeitschrift für das gesamte Ge-  
biet der wissenschaftlichen Ento-  
mologie

1979. Band 6. Erscheinungswei-  
se: zwanglos. 4 Hefte bilden ei-  
nen Band. Bezugspreis pro Band  
DM 178,— zzgl. Postgeb., Vor-  
zugspreis für persönliche Mit-  
glieder deutschsprachiger ento-  
mologischer Gesellschaften.  
DM 88,—

Mit Zusammenfassungen in eng-  
lischer Sprache.



**Gustav Fischer Verlag**  
**Stuttgart · New York**